R

E & A

Band 48 / Heft 1 *April 1961*

COMMONWEALTH INST. OF ENTOMOLOGY LIBRARY
7 MAY 1961
Eu. 2.70
ORIGINAL PARATE

ZEITSCHRIFT FÜR ANGEWANDTE ENTOMOLOGIE

ZUGLEICH ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR ANGEWANDTE ENTOMOLOGIE

BEGRÜNDET VON K. ESCHERICH

HERAUSGEGEBEN VON

W. ZWÖLFER

Dr. rer. nat., o. ö. Professor für angewandte Zoologie
an der Universität München

Mit 46 Abbildungen

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN
POSTVERLAGSORT HAMBURG

Inhalt

ORIGINALAUFSÄTZE

Das Temperatur-Luftfeuchtigkeits-Optimum des Eiparasiten *Asolcus semistriatus* (Nees). Von A. S. Talhouk 1

Populationsgenetische Untersuchungen an normalen und phosphorsäureesterresistenten Stämmen von *Tetranychus urticae* Koch. Von V. Dittrich .. 34

Über die Entwicklung des schwarzbraunen Mehlkäfers, *Trivolium destructor* Uyttenb. Von E. Naton 58

Zur Kenntnis der Raupenparasiten des Tannenknospenwicklers *Epinotia nigricana* H. S. Von M. Čapek 75

Ergebnisse von Bodentieruntersuchungen im Reinhardswald. Von S. M. Hammad 94

KLEINE MITTEILUNGEN 114

Schriftleitung: Alle Einsendungen sind mit dem ausdrücklichen Vermerk „Für Zeitschrift für angewandte Entomologie" ausschließlich an Prof. Dr. W. Zwölfer, München 13, Amalienstr. 52, Gartengeb., zu richten.

Manuskripte: Die Zeitschrift veröffentlicht Originalabhandlungen, kleine Mitteilungen und Buchbesprechungen. Die Beiträge sind so kurz und präzise wie möglich zu halten. Tabellen und Abbildungen wird gebeten, auf das Notwendigste zu beschränken. Jeder Abhandlung ist am Schluß eine kurze Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse in deutscher und, wenn möglich, englischer Sprache anzufügen. Die Titel zitierter Zeitschriften sind nach den internationalen Regeln zu kürzen. Für Manuskripte, die einen Umfang von 50 Seiten übersteigen, bittet der Herausgeber, vor Absendung mit ihm Fühlung aufzunehmen.
Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu schreiben und Sperrungen möglichst zu vermeiden. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen, die bereits erfolgten Veröffentlichungen entnommen werden sollen, ist eine genaue Quellenangabe erforderlich.
Mit der Übergabe des Manuskriptes überträgt der Verfasser dem Verlag Paul Parey das Recht, die Herstellung von photomechanischen Vervielfältigungen in gewerblichen Unternehmen zum innerbetrieblichen Gebrauch nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens vom 14. 6. 1958 zu genehmigen.

Honorierung: Das Mitarbeiterhonorar beträgt DM 40,– je Druckbogen von 16 Seiten. Mehr als drei Druckbogen je Beitrag werden nicht honoriert. Der von Abbildungen und Tabellen eingenommene Raum sowie Doktor-Dissertationen sind honorarfrei.

Sonderdrucke: Die Verfasser von Originalarbeiten erhalten von ihrem Beitrag nach Druckbeendigung auf Wunsch unberechnet 30 Sonderdrucke, die Verfasser von Doktor-Arbeiten 50 Sonderdrucke. Mehrbedarf kann gegen Berechnung angefertigt werden, jedoch nur, wenn die Bestellung unmittelbar mit der Rücksendung der Fahnenkorrektur, spätestens der 1. Umbruchkorrektur, bei der Schriftleitung aufgegeben worden ist.

Alle Rechte, auch die der Übersetzung, des Nachdrucks und der photomechanischen Wiedergabe, sind vorbehalten. Gewerblichen Unternehmen wird jedoch die Anfertigung einer photomechanischen Vervielfältigung von Beiträgen oder Beitragsteilen für den innerbetrieblichen Gebrauch durch Photokopie, Mikrokopie und dergleichen nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens vom 14. 6. 1958 gegen Bezahlung der dort vorgesehenen Gebühr bis zu drei Exemplaren gestattet. Die Vervielfältigungen haben einen Vermerk über die Quelle und den Vervielfältiger zu tragen, und die in dem Rahmenabkommen vorgesehene Gebühr ist an die Inkassostelle für Photokopiergebühren beim Börsenverein des Deutschen Buchhandels e. V., Frankfurt/Main, Gr. Hirschgraben 17/19, zu entrichten. Erfolgt die Entrichtung der Gebühren durch Wertmarken der Inkassostelle, so ist für jedes Photokopierblatt eine Marke im Betrag von DM 0,30 zu verwenden.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint in zwangloser Folge im Umfang von ungefähr 7 Druckbogen je Heft. Jährlich erscheinen etwa 6 bis 8 Hefte, von denen 4 jeweils einen Band bilden. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes und verlängert sich jeweils stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Die Hefte werden einzeln berechnet. Der Preis beträgt je Druckbogen etwa DM 4,–. Der Preis der Hefte außerhalb des Abonnements ist jeweils um 10 % teurer.
Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstr. 12, bestellt werden.

© Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin 1961 · Printed in Germany by Westholst. Verlagsdruckerei Boyens & Co., Heide/Holstein

Z. ang. Ent. Bd. 48 (1961) H. 1 S. 1–114

Abonnementspreis dieses Heftes DM 29,60 Einzelpreis DM 32,55

Aus dem Institut für angewandte Zoologie, München

Das Temperatur-Luftfeuchtigkeits-Optimum des Eiparasiten *Asolcus semistriatus* (Nees) *(Hym. Proct. Telen.)*

Ein experimenteller Beitrag zur biologischen Bekämpfung der Getreidewanze

Von A. S. Talhouk, Beirut

Mit 15 Abbildungen

I. Einleitung

Die Getreidewanze *Eurygaster integriceps* Put. *(Heteroptera, Pentatomidae)* ist ein wirtschaftlich sehr bedeutender Schädling an Weizen, Gerste und Roggen in vielen Getreideanbaugebieten des Nahen Ostens (Iran, Syrien, Türkei, Irak, Afghanistan, Pakistan [vgl. „Distribution Maps of Insect Pests", No. 40, Commonw. Instit. Entom.]) und in einigen europäischen und westsibirischen Staaten der USSR. In neuerer Zeit ist diese Art auch in manchen Teilen Libanons schädlich aufgetreten und in einer Stärke, daß Bekämpfungen durchgeführt werden mußten, um totale Ernteverluste zu verhindern. Im libanesisch-syrischen Gebiet trat die Getreidewanze in den letzten Jahrzehnten in 2 Schad-Perioden auf. Der ersten, sehr schädlichen Periode von 1935 bis 1938 folgte eine Zeit geringerer wirtschaftlicher Bedeutung bis zum Jahre 1956. Seitdem sind die Schäden wieder von Jahr zu Jahr gestiegen.

Ihre Rolle für die genannten Länder wird deutlich, wenn man bedenkt, daß für die Bewohner des Vorderen Orients mit einer Gesamtzahl von etwa 150 Millionen (UN Pub. 1958) Getreideprodukte die Ernährungsgrundlage bilden und große Teile ihrer Getreideanbau-Flächen (ca. 16,7 Millionen Hektar [FAO Prod. Yr. Bk. 1959]) von der Wanze befallen werden, wodurch schon jährliche Ernte-Verluste bis zu 70 Millionen Dollar entstanden sind (FAO-*Eurygaster*-Konferenz, Meknes, 1959).

Sie gaben der FAO-Organisation der Vereinten Nationen Veranlassung, regionale Studiengruppen zu schaffen und bekannte Entomologen mit dem Studium der Bionomie und der Bekämpfungsmöglichkeiten des Schädlings zu beauftragen.

Die durch *Eurygaster* an den Haupt-Getreidearten verursachten Schäden zwangen die Regierungen mancher Länder des Vorderen Orients schon seit langem zu energischen Abwehrmaßnahmen. Dabei kamen mechanische, chemische und biologische Verfahren zur Anwendung. Unter diesen sind die biologischen, wie noch gezeigt werden wird, besonders aussichtsreich.

Für sie kommen in erster Linie einige Eiparasitenarten der Gattung *Asolcus (Hym. Proct. Scel.)* in Frage, die schon unter natürlichen Bedingungen einen erheblichen biologischen Regulationswert besitzen. Unter ihnen ist im letzten Jahrzehnt in der Umgebung von Isfahan (Iran) *Asolcus (= Microphanurus) semistriatus* Nees. wiederholt nach dem Infektionsverfahren und mit Erfolg zur biologischen Bekämpfung von *E. integriceps* eingesetzt worden.

Voraussetzung für die Anwendung dieses Verfahrens im Großen ist die künstliche Massenzucht des Eiparasiten, die in Isfahan bislang nach rein praktischen Erfahrungen durchgeführt wurde. Ihre wissenschaftliche Fundierung erfordert neben einer genauen Kenntnis der Bionomie des Eiparasiten auch diejenige seiner optimalen Entwicklungsbedingungen sowie die Klärung einiger weiterer Fragen, die für seine Massenzucht von Bedeutung sind. Kurz zusammengefaßt handelt es sich um folgende Probleme:

1. Welches ist das Temperatur-Luftfeuchtigkeits-Optimum für die Entwicklung von *A. semistriatus* in parasitierten Wanzeneiern?
2. Wie lange (und bei welchen niederen Temperaturen) bleiben parasitenfreie *Eurygaster*eier durch *A. semistriatus* parasitierungsfähig?
3. Wie lange (und bei welchen niederen Temperaturen) lassen sich parasitierte *Eurygaster*eier so lebendfrisch erhalten, daß der Parasit bei Verbringung der Wirtseier unter höhere Temperaturen ohne Schädigung seiner Fortpflanzungsfähigkeit noch schlüpft?
4. Unter welchen Bedingungen sind *Eurygaster*eier mit fortgeschrittener Embryonalentwicklung noch für Parasitenzuchten erfolgreich verwendbar?

Die experimentelle Bearbeitung dieser Fragen war das Ziel der vorliegenden Untersuchung. Sie wurde vom Verfasser nach eingehender Besprechung mit Prof. Zwölfer, der damals als FAO-Experte an der türkischen *Eurygaster*-Station in Diyarbakir wirkte, in den Jahren 1958–59 in den gut eingerichteten Laboratorien der landwirtschaftlichen Abteilung der Amerikanischen Universität in Beirut/Lib. durchgeführt. Die Auswertung der Versuche erfolgte teils dort, teils am Institut für angewandte Zoologie in München[1].

Der Darstellung der experimentellen Ergebnisse sei ein kurzer Überblick über Lebensweise und Bekämpfungsmöglichkeiten der Wirtsart, *Eurygaster integriceps* Put., vorausgeschickt.

A. Zur Bionomie und Bekämpfung der Getreidewanze *E. integriceps* Put. als Wirtstier von *A. semistriatus* Nees.

1. Bionomie

Eurygaster integriceps überwintert als Imago. Während die Wanzen im Iran (Adle 1927), in der Türkei (Zwölfer 1930, 1959) und teilweise auch in

[1] Dem Leiter dieses Institutes, Herrn Prof. Zwölfer, bin ich für die Anregung zu dieser Arbeit und für mancherlei Hinweise und Ratschläge zu Dank verpflichtet. Zu Dank verpflichtet bin ich ferner der FAO, Rom, für die Gewährung eines Stipendiums zur Ausarbeitung der vorliegenden Ergebnisse in München, dem libanesischen Landwirtschaftsministerium Beirut, das mich für das André-Meyer-Stipendium der FAO vorschlug und der landwirtschaftlichen Fakultät der Amerikanischen Universität Beirut, die mich entgegenkommenderweise von meinen dienstlichen Verpflichtungen beurlaubte. An dieser Stelle möchte ich ferner all jenen danken, die meine Arbeit förderten: So den Herren Dr. Postner, Dr. Schwenke und Kurt Wilhelm vom Inst. f. angew. Zool., München.

Rußland (ARNOLDI 1942) Überwinterungsplätze in höheren Lagen von 800 bis 1800 m Meereshöhe bevorzugen, überwintern sie in manchen Gegenden von Syrien (ACHARD 1926) und scheinbar auch im Irak (SCOTT 1924) vielfach in der Nähe von Getreidefeldern in Weinbergen in nur 300–400 m Meereshöhe, die sie als Überwinterungsplätze den etwa 35–50 km entfernten höheren Gebirgen gegenüber angeblich bevorzugen. Im Libanon übersommern (und überwintern auch vermutlich) viele Wanzen in gleicher Höhe der Getreidefelder, die hier zwischen 900–1000 m zum Teil bis 1300 m Höhe gelegen sind. Ähnliches teilt VASSILIEV 1913 für den Kaukasus mit.

Während der Winterdiapause liegen die Wanzen bewegungslos unter dem abgestorbenen Fallaub verschiedener breitblättriger Bäume und Sträucher. Sowie die Bodentemperatur im März–April steigt, werden sie wieder aktiv. Bei 18° C beginnen sie zu den Getreidefeldern zu fliegen. Im Libanon findet diese Frühjahrswanderung je nach der Witterung Ende März oder Anfang April statt, wenn der Winterweizen ca. 20–22 cm Höhe erreicht hat. In den Getreidefeldern angelangt, beginnen die überwinterten Tiere sofort mit der Nahrungsaufnahme (Saugen des Saftes). Da ohne diese Nahrungsaufnahme die ♀♀ nicht imstande sind, Eier zu produzieren, handelt es sich also um einen obligatorischen Reifungsfraß. Er dauert ungefähr 2 Wochen. Schon dieser Reifungsfraß kann zu erheblichen Schäden führen: Nach türkischen Beobachtungen (ZWÖLFER 1959) dann, wenn 4 oder mehr Wanzen je qm auftreten und die Getreidepflanzen noch schwach entwickelt sind. Dieser Schaden besteht in einer Abtötung des Sprosses oberhalb der Saugstelle, wodurch im allgemeinen solche Pflanzen nach einigen Tagen absterben. Ist dagegen der Boden auf Grund von Bewässerung oder nach einem Regen feucht genug, verbuschen die angestochenen Pflanzen und reifen verspätet[2]. In einigen Getreidegebieten Nordwest-Syriens wurden vom Verfasser 10–20% Ernteverlust durch Frühschäden infolge *Eurygaster*-Befalls festgestellt. Ähnliche Zahlen werden aus Iran berichtet (VODJDANI 1954).

Unmittelbar nach Eintritt der Geschlechtsreife finden Kopulation und Eiablage statt. Zu Beginn der Eiablageperiode werden die Eier an der Unterseite von Unkrautblättern abgelegt, späterhin werden die Blätter der Wirtspflanze bevorzugt. Doch findet bei Massenvermehrung die Eiablage selbst an leblosen Gegenständen statt. Normalerweise schlüpfen die Junglarven im Libanon und in Syrien 7–10 Tage nach der Eiablage. Sie suchen Getreideblätter und -sprosse auf und fangen zu saugen an; die später schlüpfenden Larven saugen auch an den reifen Ähren. Individuen des ersten bis dritten Larvenstadiums töten den Sproß noch nicht.

Es werden 5 Larvenstadien durchlaufen, wobei der verursachte Schaden von Stadium zu Stadium zunimmt. Die meisten Larven erreichen das 4.–5. Stadium zu einer Zeit, wo die Weizenkörner sich schon im Stadium der „Milchreife" befinden. Sie verlassen dann die vegetativen Teile der Pflanze, um den Saft der weichen Getreidekörner zu saugen. Gewöhnlich ist der Saugschaden, der von den fortgeschrittenen Larven und jungen Adulten verursacht wird, viel größer als der von den überwinterten Adulten. So konnte vom Verfasser wiederholt in Syrien und Libanon ebenso wie von ZWÖLFER (1932) in der Türkei, von ADLE (1927) und VODJDANI (1954) im Iran und von ARKHANGELSKII (1940) in Rußland ein von der neuen Generation verur-

[2] Diese Verspätung der Ernte dehnt später die Fraßzeit der neuen Generation um ca. 10 bis 15 Tage aus, so daß eine starke *Eurygaster*-Population erzeugt werden kann.

sachter 100prozentiger Verlust der Ernte über große Flächen festgestellt werden.

In geringerem Umfang vorhandene Saugtätigkeit führt zumindest zu erheblicher qualitativer Schädigung der Körner.

2. Bekämpfung

Wie bereits erwähnt, gelangten bisher bei der Bekämpfung von *E. integriceps* mechanische, chemische und biologische Verfahren zur Anwendung.

Die mechanischen Abwehrmaßnahmen, die sich auf ein Absammeln der Wanzen von Hand oder auf ihre Vernichtung in den Winterlagern durch Feuer beschränkten und seit alter Zeit bis in die Gegenwart geübt wurden, führen zu keinen befriedigenden Ergebnissen.

So wurden z. B. in einem Dorf in Nordwestsyrien im Frühjahr 1951 7½ Fässer von je 5000 Liter Inhalt voll erwachsener Wanzen gesammelt und verbrannt; 1952 waren es 8 solcher Fässer voll. Obgleich das Sammeln in diesem Gebiet seit fast drei Jahrzehnten durchgeführt wird, beträgt der jährliche Ernteausfall durch die Wanze immer noch 20 bis 40 %.

Das chemische Bekämpfungsverfahren, das heute im großen Maßstab in Iran, in der Türkei, in Libanon, Syrien und USSR angewandt wird, kam mit der Entwicklung der modernen Kontaktinsektizide auf. Es hatte erst in den Nachkriegsjahren Bedeutung erlangt und spielt heute in der *Eurygaster*-bekämpfung im Nahen Osten die Hauptrolle. Als Kampfstoffe kommen vorwiegend Präparate auf DDT- (Tzitovich und Snitko 1950) oder auf Phosphoresterbasis (Talhouk 1951, 1954) zum Einsatz. Trotz bester Erfolge, die mit den chemischen Verfahren erzielt werden können, ist ihr Kostenaufwand so erheblich (gemessen an den vergleichsweise niederen monetären ha-Erträgen der Weizenkulturen), daß der wirtschaftliche Nutzeffekt von chemischen Großkampfaktionen nicht immer erreicht wird.

So beliefen sich[3] die Kosten einer chemischen Flugzeugbekämpfung von *Eurygaster* mit DDT-Staubmitteln in der Türkei 1957–58 bei einmaligem Einsatz auf etwa 20–30 % des Wertes des durchschnittlichen Ernteertrages der Weizenfelder. Wenn eine Wiederholung der Aktion notwendig war, entfielen somit 40–60 % des monetären Gesamtertrages auf reine Bekämpfungskosten, was die Wirtschaftlichkeit der chem. Flugzeugbekämpfung (mit Stäubemitteln) in Frage stellt.

Die biologischen Bekämpfungsmöglichkeiten von *E. integriceps*, soweit sie im einschlägigen Schrifttum bislang Berücksichtigung fanden, seien im folgenden zusammenfassend erörtert.

II. Der Haupt-Vertilgerkreis von *E. integriceps* Put. und sein Einsatz zur biologischen Bekämpfung

Wie bei jeder Tierbevölkerung, so wirken auch bei *E. integriceps* zahlreiche natürliche Feinde hemmend auf das Wachstum seiner Population ein. Neben entomophagen Pilzen sind Vertreter verschiedener Tierklassen im Verbreitungsgebiet der Wanze als Predatoren und Parasiten beobachtet worden. Unter diesen sind Reptilien (*Lacerta*-Arten), Vögel (besonders Feld- und Haushühner) sowie Insektenarten *(Hym.* und *Dipt.)* vertreten.

[3] Nach Zwölfer 1959.

Von entomophagen Pilzen fanden gegen *E. integriceps* in Südrußland im Überwinterungslager in Wäldern *Beauveria bassiana* (POSPELOV 1940, 1944) und *Aspergillus repens* (EVLAKHOVA 1953) erfolgreich zur biologischen Bekämpfung Anwendung.

Durch massierten Einsatz von Haushühnern erzielte KHARA-MURZA (1941) in der südöstlichen Ukraine gegen *Eurygaster* und *Aelia* (einer anderen, ebenfalls an Getreide schädlichen Wanzenart) im Überwinterungslager in Wäldern beachtliche Ergebnisse: In 23 Tagen verminderten 6000 Hühner auf 230,85 Hektar die Zahl der dort überwinternden Wanzen von 62 Stück je m^2 um 97,7 %. ALEKSEEV und SHCHEPETIL'NIKOVA (1941) wollen unter ähnlichen Verhältnissen bei 76,5 Wanzen je m^2 mit 51 000 Haushühnern eine Waldfläche von 2,268 Hektar durch Reduktion der überwinternden Wanzenpopulation um 93–99 % gesäubert haben. Auf Grund zweijähriger Erfahrungen geben sie für verschiedene Wanzen-Populationsdichten die zur wirksamen Bereinigung erforderlichen Hühnerzahlen je Flächeneinheit an.

Wo sich die Überwinterungslager der Wanzen in der Nähe von Ansiedlungen befinden, was jedoch in den meisten Wanzengebieten Vorderasiens nicht der Fall ist, kommt dem Einsatz von Hausgeflügel als biologischem Bekämpfungsmittel hiernach sicher Bedeutung zu.

Unter natürlichen Bedingungen spielt die reduzierende Wirkung verschiedener Insektenparasiten auf *Eurygaster*populationen die bedeutendste Rolle. Dipteren- und Hymenopterenparasiten sind an ihr beteiligt.

Unter den ersteren nennt bereits VASSILIEV (1913) aus Südrußland zwei Tachinen (*Phasia crassipennis* F. und *Helomyia lateralis* Meig.) als häufige *Eurygaster*schmarotzer. Sie wurden inzwischen fast für das gesamte Verbreitungsgebiet der Wanze als solche nachgewiesen. Erstere greift nur die Imaginalstadien von *Eurygaster* an, während letztere auch die Nymphen befällt. Diese besitzt nach CHERNOVA (1947) von beiden die größere Fruchtbarkeit.

Eine dritte Tachinide, und zwar *Alophora subcoleopterata* L. zog FEDOTOV (1944) zu 11,8 % aus überwinternden Wanzen; örtlich waren 80–85 % der Wanzen durch sie vernichtet. Da die jungen Imagines von *Eurygaster*, die im Sommer auftreten, noch nicht von ihr parasitiert sind, muß der Befall durch *Alophora* im Überwinterungslager erfolgen. Nach FEDOTOV könnte ihr Einsatz zur biologischen Bekämpfung wirksam sein.

RUBZOV (1947) teilt bionomische und ökologische Daten über diese Art und über *H. lateralis* mit: Höhere Temperaturen, die sich in nicht bewässerten Feldern häufig einstellen, beeinträchtigen die Entwicklung besonders von *Alophora*. Nach ZWÖLFER (1932) und STROGOYA (1950) führt der Befall mit *Phasia crassipennis* zur Sterilität der weiblichen Wanzen. *A. subcoleopterata* wurde von LODOS (1952) auch für die Türkei in 5 bis 25 % parasitierter Wanzen nachgewiesen; ZWÖLFER stellte 1958 (nach mündlicher Mitteilung) bei einer Gesamtparasitierung von 25 bis 27 % im Südosten der Türkei weiterhin *Helomyia lateralis* Mg. und *Clytiomyia helluo* F. fest.

Trotz der beachtlichen Rolle, die verschiedene Tachinenarten im Naturhaushalt bei der Dezimierung von *Eurygaster*populationen spielen, ist ihr Einsatz zur biologischen Bekämpfung der Getreidewanzen bislang noch nicht versucht worden. Ihre künstliche Massenzucht – eine Voraussetzung für den Erfolg solcher Maßnahmen – ist bis jetzt, worauf auch HERTING (1960) hinweist, noch nicht gelungen. Ob eine genauere Kenntnis ihrer Lebens- und Entwicklungsbedingungen Massenzucht und biologischen Bekämpfungsein-

satz später einmal ermöglichen werden, ist zweifelhaft. Die anderwärts mit der Massenzucht von Tachinen gemachten Erfahrungen sind wenig ermutigend.

Übrigens bemerkte schon VASSILIEV (1913), daß das Vermehrungspotential von *Eurygaster* (mit durchschnittlich 150 Eiern je ♀ und einem Sexualindex von 0,5) größer ist als jenes der Tachinen dieses Wirtes, selbst wenn man nur die bivoltinen Vertreter in Betracht zieht. Er verweist in diesem Zusammenhang auf die wesentlich günstigeren Aussichten, die gewisse, zu den Proctotrupiden gehörende Eiparasiten der Gattung *Asolcus* dank ihrer hohen jährlichen Generationenzahlen und leichten Züchtbarkeit für biologische Bekämpfungszwecke bieten.

Seit diesem Hinweis von VASSILIEV, der auch über die ersten biologischen Bekämpfungserfolge mit einem Vertreter dieser Gruppe (*Asolcus semistriatus* [Nees]) in Südrußland berichtete[4], sind die Eiparasiten der Getreidewanze in verschiedenen Ländern ihres Verbreitungsgebietes eingehender studiert worden. Folgende Arten wurden dabei bis jetzt festgestellt:

Wirt	Land	Autorität
Proctotrupoidea, Scelionidae:	Südrußland	
Asolcus semistriatus (Nees)	Westsibirien	
(= *Microphanurus semistriatus* Nees)	Türkei, Iran	VASSILIEV, 1913
	Syrien, Libanon	ZWÖLFER, 1932 a
Asolcus vassilievi (Mayr.)	Südrußland	ALEXANDROV, 1949
	Iran, Türkei	TALHOUK, in lit.
	Syrien, Libanon	
Dissolcus rufiventris Mayr.	Iran	
Triassolcus simoni Mayr.	Iran	
Telenomus sokolovi Mayr.	Iran	ALEXANDROV, 1949
Phanurus politus Mayr.	Iran	
Hadronotus pedester Kief.	Iran	
Hadronotus carinatus Masner i. L.	Türkei	ZWÖLFER, 1959
Chalcididae:		
Ooencyrtus telenomicida Vass.	Südrußland	VASSILIEV, 1913
	Iran	ALEXANDROV, 1949
	Türkei	ZWÖLFER, 1959

Die beiden erstgenannten Arten dieser Liste, *Asolcus semistriatus* N. und *A. vassilievi* M., die vielfach als Haupt-Eiparasiten auftreten, sind bisher am eingehendsten untersucht worden. Die folgenden Daten über *A. semistriatus* gründen sich im wesentlichen auf Angaben der einschlägigen Literatur:

Asolcus (*Microphanurus*) *semistriatus* (Nees)

1. Zur Taxonomie

Diese früher zur Gattung *Telenomus* gerechnete Art wird gegenwärtig in dem sehr umfangreichen Schrifttum über *Eurygaster integriceps* meist unter dem Gattungsnamen *Microphanurus* geführt. WATANABE (1951) wies nach, daß die Gattung *Microphanurus* Kiefer (1926) synonym ist zu *Asolcus* Nakagawa (1900)[5]. Demzufolge ist der gültige Name der behandelten Art „*Asolcus semistriatus*" (Nees 1834).

[4] Er importierte parasitierte *Eurygaster*-Eier in Massen aus Zentral-Asien, wo ihre Entwicklung um mehrere Wochen früher einsetzt, nach Südrußland und setzte sie hier in den von *Eurygaster* bedrohten Feldern aus.

[5] Diesen Hinweis verdanke ich Herrn F. BACHMAIER, München.

2. Geographische Verbreitung

Das sehr ausgedehnte paläarktische Verbreitungsgebiet der Art umfaßt Teile der USSR, Iran, Türkei, Syrien, Libanon, Westeuropa (Deutschland, Schweiz, Ungarn, Österreich) und auch wahrscheinlich die Zwischengebiete dieser Länder. Nach DALLA TORRE (1898) reicht es bis in die boreale Zone der paläarktischen Region.

3. Wirte

A. semistriatus ist hinsichtlich der Entwicklung seiner Larven stark polyphag. Sie entwickeln sich in den Eiern vieler Pentatomidenarten – ein Umstand, der für den Massenwechsel dieser Wespe, worauf ZWÖLFER (1932a und 1959) hinwies, von erheblicher Bedeutung ist. Außer *Eurygaster integriceps* Put. sind die Eier folgender Pentatomidenarten als Wirtmaterial bekannt geworden:

Wirt	Land	Autorität
Odontotarsus robustus Jack.	Türkei	ZWÖLFER, 1959
O. purpureo-lineatus (Rossi) var. *obsoletus* Horv.	Türkei	ZWÖLFER, 1959
O. plicatulus Horv.	Türkei	ZWÖLFER, 1959
Psacasta exanthematica (Scop.)	Türkei	ZWÖLFER, 1959
Eurygaster austriacus (Schrk.)	Ungarn	MANNINGER u. MANNINGER, 1933
	Österreich	BULLMANN u. FABER, 1958
E. maurus (L.)	USSR	VASSILIEV, 1913 MEIER, 1940b
	Ungarn	MANNINGER u. MANNINGER, 1933
	Schweiz	DEFAGO, 1937
	Deutschland	TISCHLER, 1938
	Österreich	BULLMANN u. FABER, 1958
Graphosoma stali Horv.	Türkei	ZWÖLFER, 1959
Apodiphus amygdali (Germ.)	Iran	ALEXANDROV, 1949
Aelia acuminata (L.)	Ungarn	MANNINGER u. MANNINGER, 1933
	Iran	ALEXANDROV, 1949
	USSR	POLIVANOVA, 1957
A. obtusa Fieb.	Türkei	ZWÖLFER
A. rostrata Boh.	USSR	POLIVANOVA, 1957
	Türkei	ZWÖLFER, 1959
Palomena sp.	Deutschland	TISCHLER, 1938
Chlorochroa pinicola (Muls.)	W. Slowakei	JAHN, 1942
Carpocoris fuscipennis (Boh.)	Türkei	ZWÖLFER, 1932a
	Iran	ALEXANDROV, 1949
	USSR	POLIVANOVA, 1957
C. purpureipennis (Deg.)	Türkei	ZWÖLFER, 1959
C. pudicus (Poda)	Türkei	ZWÖLFER, 1959
Codophila varia (F.)	Türkei	ZWÖLFER, 1959
Dolycoris baccarum (L.)	Iran	ALEXANDROV, 1949
	USSR	KAMENKOVA, 1957; POLIVANOVA, 1957
Eurydema ornatum (L.) var. *cruentatum* Put.	Türkei	ZWÖLFER, 1959
Eurydema sp.	Deutschland	TISCHLER, 1938
Picromerus bidens (L.)		SELLKE (zit. nach TISCHLER, 1939 – Z. Morph. u. Ökol. Tiere **35**: 251–287)

4. Zur Bionomie

Die Imago nimmt in freier Natur süße Säfte (Nektar, Honigtau), unter Laborbedingungen auch Zuckerlösung an (Alexandrov 1949). Eiablage der ♀♀ ist auch ohne vorherige Nahrungsaufnahme möglich, doch steigert diese die Eizahl je ♀ und wirkt lebensverlängernd (Can 1960). Tischler (1938) hielt *semistriatus*-♀♀ der Sommergeneration nach Fütterung mit Zuckerlösung bis Ende November am Leben und überwinterte sie dann erfolgreich im kühlen Raum. Die Überwinterung erfolgt in der Regel als begattetes, seltener als unbegattetes ♀ (Alexandrov (1949). Sie findet in freier Natur wohl meist unter Borkenschuppen verschiedener Baumarten (Sidorovnina 1940, Archengel'ski 1940, Zwölfer 1959) statt. Die ♂♂ sterben im Herbst ab. Nach Hibrawi (1930) sollen die ♀♀ so lange leben, bis sie Gelegenheit zur Eiablage hatten. Dies ist nur bedingt richtig: Es darf nicht gefolgert werden, daß bei Entzug der Eiablagemöglichkeit die ♀♀ beliebig lange am Leben erhalten werden können. So hat Zwölfer (1932 a) die trächtigen ♀♀ mit Zuckerwasser 7 Wochen lebend erhalten, zu welchem Zeitpunkt der Versuch durch das Eindringen von Ameisen gestört wurde. Vassiliev (1913) gelang es, ♀♀ von *A. vassilievi* ca. 10 Wochen am Leben zu erhalten. Er vermutet, daß bei dauernder Fütterung die ♀♀, wenn ihnen keine Gelegenheit zur Eiablage geboten wird, über ein Jahr lang am Leben bleiben können[6]. Die Versuche von Vassiliev und Zwölfer fanden mit Tieren einer Sommergeneration statt, die normalerweise nicht überwintert. Borodin (1916) gelang es, die Wespen (mit Zuckerfütterung) 5 Monate am Leben zu halten.

Die Praeovipositionsperiode ist kurz. Nach Alexandrov (1949) dauert sie ca. 3 Tage. Während dieser Zeit findet die Kopula statt: Das ♂ reitet dabei für wenige Minuten auf dem ♀. Es stirbt kurz danach ab. Die Eiablage der ♀♀ setzt bald nach der Kopula ein. Defago (1937) und Tischler (1938) geben an, daß sie am 3. oder 4. Tag nach der Begattung erfolgt. Zwölfer (1932 a) beobachtete Eiablage der ♀♀ unmittelbar nach dem Schlüpfen der Wespen[7].

Der Vorgang der Eiablage vollzieht sich in folgender Weise: Das ♀ läuft rasch über die Wirtseier, hält von Zeit zu Zeit und betrillert sie mit den Fühlern. Offenbar prüft es sie auf ihre Eignung zur Ablage. Hat es ein geeignetes Wirtsei gefunden, krallt es sich an diesem mit den Hinterbeinen fest, hebt den Körper bis er fast senkrecht zum Wirtsei steht und sticht dann den Ovipositor in das Wirtsei. Die Zeit zur Belegung eines Wirtseies währt bei 23° C ca. 2½ Minuten (Zwölfer 1932 a). Die Belegung eines vollen *Eurygaster*geleges, das meist 13–14 Eier umfaßt, erfordert nach Alexandrov (1949) 50–60 Minuten.

[6] Doch ist die Lebensdauer der ♀♀, denen keine Eiablagemöglichkeit zur Verfügung steht, auch von der Außentemperatur abhängig. Nach mündlicher Mitteilung von Zwölfer wird sie bei langfristiger Temperatureinwirkung von 35° C erheblich verkürzt. Ein Umstand, der besondere Beachtung verdient, da solch hohe Temperaturwerte im südlichen Teil des Verbreitungsgebietes der Wespen im Sommer normalerweise erreicht werden.

[7] Auch dies dürfte temperaturbedingt sein: Ich selbst habe ähnliches wie Zwölfer festgestellt. Aber die Zahl der Eier, die ein ♀ während der ersten beiden Tage seines Lebens legt, ist viel geringer als jene nach 4 oder 6 Tagen. Auch das Alter der Wirtseier wirkt stimulierend: So wurden ein Tag alte *Eurygaster*eier, die frisch geschlüpften Wespenweibchen 3 Tage lang zur Verfügung standen, zu 2,8 bis 66,6 % parasitiert. Beim Vergleichsversuch mit 4–5 Tage alten Wespen stieg der Prozentsatz parasitierter *Eurygaster*eier auf 64,2 bis 100 % (Durchschnitt 91,8 %).

Frisch gelegte Wanzeneier, die schon von anderen Parasiten-♀♀ belegt wurden, werden nicht mehr zur Ablage angenommen. Nach ALEXANDROV loc. cit.) sollten die ♀♀ beim Herausziehen des Ovipositors nach vollzogener Eiablage die Oberfläche des Wirtseies „markieren", was auch von einigen anderen Proctotrupiden bekannt ist (nach SWEETMAN 1958). ALEXANDROV beobachtete ferner im Laboratorium, daß wenn die Anzahl Wirtseier zur Belegung durch mehrere ♀♀ nicht ausreicht, diese, um in den „Besitz" eines Eies zu gelangen, miteinander kämpfen, wobei jedes ♀ versucht, dem anderen die Flügel auszureißen. Wird ein Wirtsei doch von mehreren Wespeneiern belegt, dann nimmt es zwar die Schwarzfärbung normal parasitierter Wirtseier an, doch entwickeln sich die Wespenlarven in ihm nicht bis zum Imaginalstadium.

Diese Beobachtung widerspricht TISCHLERS (1938) Angabe, daß sich in jedem Wanzenei nur ein Parasit entwickeln könne, obgleich sie „nicht selten mit mehreren Parasiteneiern belegt" sind[8].

Die Eier der Scelioniden schlüpfen wenige Stunden nach ihrer Ablage im Wirtsgewebe. Im allgemeinen werden frisch abgelegte Wanzeneier bestiftet, doch können auch Wirtseier belegt werden, deren Entwicklung schon angelaufen ist. TISCHLER (1938) gibt dies bereits für *A. semistriatus* an. Ich selbst konnte diese Erscheinung in meinen Zuchten eingehend studieren: So wurde unter anderem ein *semistriatus*-♀ beobachtet, das eine größere Zahl von *Eurygaster*eiern belegte, die sich im letzten Stadium der Embryonalentwicklung (5. Stufe) befanden und bis zum Schlüpfen der Nymphen normalerweise nur noch 3–4 Tage benötigt hätten. Die bestifteten Gelege wurden isoliert. Nach 3 Tagen verfärbten sie sich wie im normalen Entwicklungsverlauf parasitierter Eier zu violett-rot und später zu schwarz. Zwei Wochen nach ihrer Bestiftung entschlüpften ihnen 48 Wespen.

Im allgemeinen verfärben sich die Wanzeneier 3–4 Tage nach der Parasitierung zu tiefblau bis schwarz. Doch werden manche der parasitierten Gelege, zuweilen auch nur einzelne Eier opak und hellbräunlich verfärbt. Diese Erscheinung, die schon ALEXANDROV (1949) beobachtete, hat nichts mit Geschlecht oder Fruchtbarkeit der Wespen zu tun. In meinen Laborzuchten bei 5 verschiedenen Temperaturen trat ein hoher Prozentsatz solcher Eier bei relativen Luftfeuchtigkeitswerten von 100% auf. Bei Feuchtigkeitswerten unterhalb 100% dominierte die schwarze Verfärbung. Doch ist dieser Unterschied der Verfärbung nicht nur von physikalischen Bedingungen abhängig; denn unter voll parasitierten Gelegen, deren Eier ein und derselben Feuchtigkeitsstufe ausgesetzt waren, finden sich gelegentlich neben schwarz verfärbten auch einzelne bräunliche.

Die Entwicklung von *A. semistriatus* bis zur Imago hängt wesentlich von der Temperatur ab: ZWÖLFER (1932 a) gibt dafür bei Temperaturen zwischen 18–20° C: 30–34 Tage, bei solchen von 23° C: 16 Tage und für ca. 25° C: 12 bis 14 Tage an. ALEKSEEV (1940) stellte als Entwicklungsdauer bei 32,7° C und 60% r. LF 9 Tage fest, bei 24,6° C und 64% r. LF 13 Tage. Nach MEIER (1940 a) beträgt die Entwicklungsdauer bei 20,2° C und 69,5% r. LF: 23 Tage und bei 24,9° C und 70,3 r. LF 14 Tage. Es ist möglich, daß die verschiedenen Parasiten-Provenienzen, deren sich diese Autoren bei ihren Versuchen bedienten, unterschiedliche Temperaturabhängigkeit der Entwicklung besit-

[8] BACHMAIER fand übrigens in *intergriceps*-Eiern der türkischen Ausbeute von Prof. ZWÖLFER (nach mündlicher Mitteilung) in einigen Fällen zwei winzige *semistriatus*-Wespen.

zen. Ich selbst erzielte bei 25° C und 75 % r. LF eine Entwicklungsdauer von 11–12 Tagen und bei 30° C und 75 % r. LF eine solche von 7–8 Tagen. Es sei hier angemerkt, daß bei 250–500 parasitierten Wirtseiern, die annähernd gleichzeitig parasitiert werden und die ein und derselben Temperatur- und Feuchtigkeitsstufe ausgesetzt waren, der Unterschied der Schlüpfzeit zwischen dem ersten und letzten Ei 20–30 Stunden betrug. Selbst innerhalb eines parasitierten Geleges von 13–14 Eiern beträgt der Zeitunterschied zwischen dem Schlüpfen des ersten und letzten Eies manchmal mehrere Stunden

Kurz vor dem Schlüpfen liegt die junge Wespe gekrümmt und fast gefaltet im Wirtsei. In der Regel weist ihr Kopf in Richtung des Deckelapparates des Wirtseies. Vor Verlassen des Wirtseies beißt sie ein kreisrundes Loch, meist etwas seitlich vom Deckelapparat in die Eischale, durch welches sie mit einigen ruckartigen Bewegungen nach außen schlüpft.

Gestalt und Durchmesser des Schlüpfloches zusammen mit der schwarzen oder braunen Farbe des Wirtseies sind Kennzeichen vorausgegangener Parasitierung von Wirtseiern. Diese Verfärbung des Wirtseies bleibt erhalten, nachdem es vom Parasiten verlassen ist. Demgegenüber sind nicht parasitierte Wirtseier nach dem Schlüpfen der Wanzen-Nymphen glasklar durchsichtig und zeigen eine große kreisrunde Öffnung entlang der Naht des Deckelapparates.

Bald nach dem Schlüpfen beginnen die Wespen Futter zu suchen. In der Gefangenschaft nehmen sie ohne weiteres eine 10prozentige Zuckerlösung an. Bei Zimmertemperatur sind sie recht beweglich und laufen von einer Käfigseite zur anderen. Selbst bei 9° C behalten sie ihre Beweglichkeit, obwohl sie merklich langsamer wird. Bei 6° C fallen sie in Kältestarre. Steigt die Temperatur bis 27° C oder mehr an, so wird die Aktivität sehr rege und die Bewegungen sind äußerst rasch. Unter diesen Bedingungen wird weniger gelaufen, sondern meist geflogen. In ihrem Verhalten zum Licht sind die Wespen ausgesprochen positiv phototrop.

A. semistriatus ist zur Parthenogenese befähigt (Averin 1913, Tischler 1938). Doch erzeugen unbegattete ♀♀, wie viele andere Hymenopteren, nur männliche Nachkommen. Dieser Umstand ist für den Massenwechsel der Wespe von besonderer Bedeutung, da nur ♀ Tiere den Winter überleben. Ihre Begattung findet wahrscheinlich normalerweise wie bei anderen Scelioniden im vorausgehenden Herbst statt. Über das Geschlechterverhältnis der Generationen aus der Vegetationsperiode liegen folgende Beobachtungen vor:

Männchen	Weibchen	Autor
7	30	Zwölfer, 1932 a
32	158	Tischler, 1938
48	151	Tischler, 1938
50 %	50 %	Sidorovnina, 1940
—	77—85 %	Shchepetil'nikova, 1940
—	11—84 %	Meier, 1940 a
—	76—85 %	Alexandrov, 1949

Die Zahl der Jahresgenerationen von *A. semistriatus* hängt von den Monatstemperaturen der Gegend ab, in denen die Wespen auftreten und der Anwesenheit parasitierungsfähiger Wirtseier: Zwölfer (1932 a) ermittelte auf Grund der Temperatur-Entwicklungsdauerbeziehung der Wespe theore-

tisch für das Gebiet von Kilikien (Türkei) 16 Generationen im Jahr, von denen nur den ersten 3 Generationen die Eier von *E. integriceps* als Wirtsmaterial zur Verfügung stehen. ALEXANDROV (1949) stellte für Veramin bei Teheran (Iran) 14 bis 15 Generationen pro Jahr fest, von denen 3 bis 4 in Eiern von *integriceps* ablaufen: HIBRAWI (1930) gibt für Syrien 3 bis 7 Generationen im Jahr an.

Die Eizahl, die ein ♀ während seines Lebens abzulegen fähig ist, beziffert VASSILIEV (1913) für *A. vassilievi* mit 50. ZWÖLFER (1932a) erzielte (ohne Fütterung der Wespen[9] bei 26–28° C im Durchschnitt 30 Nachkommen je ♀. MEIER (1940a) stellte bei seinen Versuchen unter 20,2° C und 69,5 % r. LF sowie 24,9° C und 70,3 % r. LF 89–109 Nachkommen je ♀ fest. SHCHEPETIL'NIKOVA (1940) bei 18,4° C und 75 % r. LF im Durchschnitt 88,8 und bei 25° C und 72 % r. LF im Durchschnitt 108,6 je ♀. Ähnliche Zahlen nennt ALEXANDROV (1949), der bei Zimmertemperatur und 75 % r. LF zwischen 84 und 122 Nachkommen je ♀ ermittelte. Offenbar arbeiteten die russischen Autoren der Jahre seit 1940 bei diesen Versuchen mit Wespenmaterial, das mit Zuckerwasser gefüttert wurde, wie denn neben der Temperatur die Ernährung der ♀♀ vor und während der Eiablagezeit auf die Nachkommenzahl einen erheblichen Einfluß auszuüben scheint.

III. Material und Methode

Um den Einfluß von Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf die Entwicklung des Eiparasiten *A. semistriatus* festzustellen, war zunächst die Untersuchung des Einflusses dieser beiden Faktoren auf das nicht parasitierte Wirtsei von *E. integriceps* erforderlich.

Zur Gewinnung der für beide Versuchsreihen benötigten frischen Wirtseier wurden im Frühjahr nach dem Rückflug aus den Winterlagern ♂ und ♀ Wanzen in Massen in den Feldern gesammelt und zu je 150–200 Stück in 50×50×80 cm große Drahtgaze-Käfige eingesetzt. Jedem Zuchtkäfig wurde ein Holzkästchen mit jungen, ca. 10 cm hohen Weizenpflanzen beigegeben (es handelt sich dabei um eine örtliche Varietät von *Triticum durum*, „Hawrani" benannt. Sie wird in Libanon und Syrien häufig angebaut und – zum mindesten als Jungpflanze – von den Wanzen stark befallen). Die Weizenpflanzen wurden in den Zuchtkäfigen jeden zweiten Tag bewässert und jeweils nach 5 Tagen gegen neue Jungpflanzen ausgewechselt. Den Altwanzen in den Zuchtkäfigen stand so ständig frisches Pflanzenmaterial zum Besaugen und als Unterlage für die Eiablage zur Verfügung. Dieses Verfahren wurde 60 Tage lang zur Gewinnung frischer Eiablagen angewandt.

Ich benutzte noch eine zweite von ALEXANDROV (1949) empfohlene Methode, die jedoch nicht recht befriedigte: Weiße Papierstreifen von ca. 1 cm Breite wurden teils zerknüllt, teils unzerknüllt so zwischen den Pflanzen befestigt, daß ihre Enden die Blätter der Pflanzen berührten. In einer weiteren Versuchsreihe standen den Wanzen frische Blätter von *Leontice leontopetalum* (in mit Wasser gefüllten Gläsern) als Eiablageort zur Verfügung. Die Blattunterseite dieses im Vorderen Orient häufigen Feldunkrautes wird in Libanon im zeitigen Frühjahr von den Wanzen mit Vorliebe zur Ablage ihrer Eier benutzt. Unter den geschilderten Bedingungen bewährte sich weder die Papierstreifen- noch die Unkrautblattmethode: Die Hauptmasse der Eier – etwa 80 % – wurden stets an den Blättern des Weizens abgesetzt, vielfach gehäuft an seinen überhängenden Randblättern. Rund 10–15 % der Gelege fanden sich an den zerknüllten Papierstreifen oder an den Drahtgazewänden der Käfige, weniger als 5 % an den glatten Papierstreifen. Die im Freiland im Frühjahr zur Eiablage bevorzugten Unkrautblätter wurden unter Laborbedingungen nicht belegt.

Das Versagen der ALEXANDROVschen Papierstreifenmethode in meinen Versuchen dürfte mit der Unterbringung der Wanzen in geschlossenen Zuchtkäfigen zusammenhängen: ALEXANDROV hatte bei seinen Arbeiten in Isfahan die Kästen mit jungen Weizenpflanzen frei im Labor nebeneinander aufgestellt und von gespannten Schnüren die Papierstreifen bis zu den Pflanzen hinabhängen lassen.

[9] Nach mündlicher Mitteilung.

Die abgelegten Eier wurden sorgfältig täglich abgesammelt, so daß stets frisches Eimaterial für die Versuche verfügbar war. Ein Teil der Eier wurde für das Stadium des Temperatur-Luftfeuchteeinflusses auf nicht parasitierte Wirtseier verwandt, um deren optimale Entwicklungsbedingungen zu ermitteln. Der andere Teil wurde nach vorheriger Parasitierung durch *Asolcus* benutzt, um den entsprechenden Einfluß auf die Entwicklung des Parasiten zu klären.

Eine weitere Anzahl *Eurygaster*-Eier fand endlich Verwendung zur Beantwortung von Fragen, die mit der Technik der Massenzucht des Ei-Parasiten zusammenhängen (vgl. Einleitung). In diesem Zusammenhang war die Bestimmung der Zeitdauer wesentlich, die *Eurygaster*-Eier bald nach ihrer Ablage unter niederen (Kühlschrank) Temperaturen verweilen können, um anschließend noch mit Erfolg von *A. semistriatus* parasitiert zu werden. Zur Lagerung dieser *Eurygaster*-Eier wurden Glasröhrchen (120 × 20 mm) mit Plastikdeckel verwendet, deren jedes 250–350 Eier faßte. Die Kühlschranktemperatur, der sie ausgesetzt waren, lag bei 6° ± 0,5° C.

Die Aufzucht der nichtparasitierten und der parasitierten *Eurygaster-Eier* erfolgte in geräumigen, getrennt stehenden Thermostaten bei 20° C, 25° C, 30° C, 35° und 40° C. Da die Laboratoriumstemperatur während der Versuchszeit bei 18–20° C lag und die vorhandenen Thermostaten-Konstruktionen nur für Übertemperaturen eingerichtet waren, konnten Temperaturstufen unterhalb 20° C bei den Versuchen leider nicht berücksichtigt werden.

Jede Temperaturstufe wurde bei den Ei-Zuchten mit 6 verschiedenen rel. Luftfeuchtigkeitswerten verbunden, und zwar mit 0 %, 33 %, 53 %, 75 %, 90 % und 100 % r. LF. Die Stufen von 0–90 % wurden in Hygrostatenschalen nach Zwölfer (1932b) mit Hilfe konzentrierter Lösung folgender Salze (pur. Merck Darmstadt) hergestellt: 0 % r. LF = P_2O_5; 33 % r. LF = $MgCl_2 \cdot 6\ H_2O$; 53 % r. LF = $Mg(NO_3)_2 \cdot 6\ H_2O$; 75 % r. LF = NaCl; 90 % r. LF = $BaCl_2$; 100%ige rel. Luftfeuchte wurde über dest. Wasser erzielt. Die Hygrostatenschalen hatten 15 cm Durchmesser. Der Einhalt einer H.-Schale wurde stets gleichzeitig zur Zucht angesetzt.

Im allgemeinen wurde jede Versuchszucht unter einer bestimmten Temperatur-Feuchtekombination 5mal wiederholt. Traten extreme Schwankungen in den Ergebnissen der Einzelversuche bei einer T.-F.-Kombination auf, dann wurden noch weitere Wiederholungen durchgeführt.

Die Eizahl in den Proben einer Stufe schwankte zwischen 300–600 Stück, je nach der Anzahl der Eigelege, die jeweils zur Verfügung standen. Die zu den Zuchten benutzten Eier befanden sich durchweg im Entwicklungsstadium 1 (vgl. Abb.) oder in Stufe 2. Ältere Eier oder solche, die schon etwas eingetrocknet waren, wurden für andere Zwecke ausgesondert.

Da Ergebnisse, die auf verschiedenen Mengen beruhen (z. B. 250 und 600 Eier) nicht absolut vergleichbar sind, wurden diese nach den bekannten mathematischen Regeln einer entsprechenden mathematischen Korrektur unterzogen.

Die Zuchtschalen wurden in Thermostaten bis etwa 7 Tage nach dem Schlüpfen des letzten Insektes belassen. Nach Abschluß des Einzelversuchs wurde der Prozentsatz toter Eier oder geschlüpfter Wespen jeder Zuchtschale ermittelt.

Das Ausgangsmaterial der zu den Eiparasitierungsversuchen benutzten Wespen von *A. semistriatus* Nees entstammte dem Zuchtmaterial des Parasitenlaboratoriums in Isfahan des Landwirtschaftsministeriums von Iran, das dem Verfasser für die Zwecke der vorliegenden Untersuchung 1958 und 1959 rund 11 000 parasitierte *Eurygaster*eier überließ[10].

Sofort nach ihrer Ankunft wurden die meisten Eier im Kühlschrank bei 6±0,5° C, ein kleiner Teil (ca. 500 Stück) in Plastikkästchen bei Zimmertemperatur gelagert. Letztere wurden mit 10%iger Zuckerlösung als Nahrung für die schlüpfenden Wespen versehen. Diese fingen nach 3–5 Tagen zu schlüpfen an und wurden später zur Infektion neuer Wanzeneier benutzt.

Von den vier Versuchsreihen, deren Ergebnisse im folgenden dargestellt werden sollen, betraf die erste die parasitenfreien *Eurygaster*eier, während den drei weiteren Versuchsreihen parasitierte Wanzeneier zugrunde lagen.

[10] Der Verfasser möchte an dieser Stelle herzlich danken dem Herrn Generaldirektor Dr. Esfandiari und Prof. Dr. Davachi, beide Teheran, für die freundliche Überlassung dieses Materials sowie Mr. Erich Brown von dem Commonwealth Institute of Entomology, London, für seine Mühe bei dem Transport des Parasitenmaterials von Teheran nach Beirut.

IV. Versuchsergebnisse

A. Das Temperatur-Luftfeuchtigkeitsoptimum für die Entwicklung parasitenfreier Eier von *E. integriceps* Put.

Wie bereits erwähnt, wurden für diese Versuchsreihe nur frisch abgelegte (höchstens 1 Tag alte) Wanzeneier des 1. oder 2. Entwicklungsstadiums verwendet.

Insgesamt lassen sich während der Embryonalentwicklung eines *Eurygaster*eies an Hand von Farbmerkmalen 5 Stufen unterscheiden[11] (Abb. 1),

*Abb. 1**

deren Zeitdauer von den Temperaturen abhängt, die auf das Wanzenei während seiner Entwicklung einwirken.

Unmittelbar nach der Ablage ist das *Eurygaster*ei von blaugrüner Farbe (Stadium 1). Bei Zimmertemperatur währt dieser Zustand nur wenige Stunden. Dann tritt Verfärbung zu lichtem Grün ein (Stadium 2). Vermutlich handelt es sich hierbei um keinen embryonalen Entwicklungsvorgang im eigentlichen Sinn, sondern nur um einen chemischen Prozeß, bedingt durch den Einfluß des Luftsauerstoffes auf das blaugrüne Pigment des frisch gelegten Eies. Gegen den animalen Pol zu zeigen sich bei Stufe 2, locker verteilt, schwärzliche und rötliche pigmentierte Punkte.

Im Stadium 3 sammelt sich das schwärzliche Pigment, das im 2. Stadium im Bereich des Deckelapparates des Eies auftritt, in zwei, etwas konzentrisch gelagerten Kreisen am animalen Pol. An dieser Stelle tritt später der Kopf des Embryos in Erscheinung.

[11] Vodjdani (1954) unterscheidet 6 verschiedene Stadien, doch sind die von ihm als Stufe II und III bezeichneten Stufen nach meinen Erfahrungen nicht deutlich zu trennen.

* Wegen Erläuterungen der Abbildungen vergleiche Text.

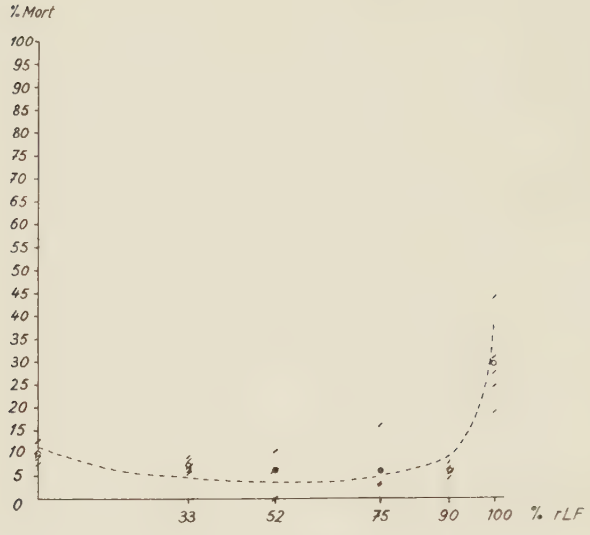


Abb. 2a. Bei 20° C

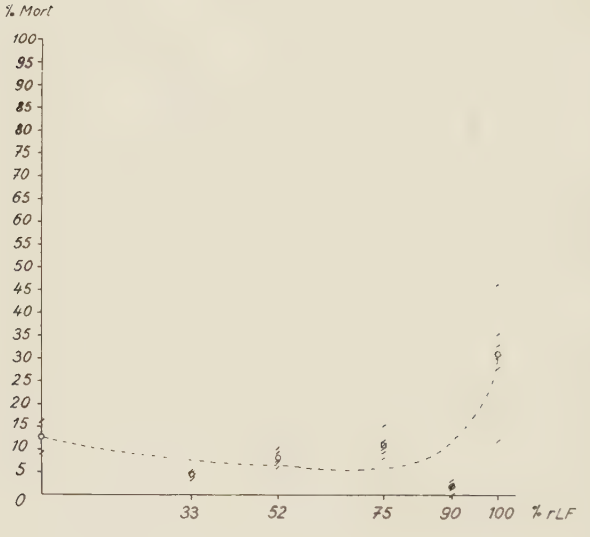


Abb. 2b. Bei 25° C

Im Stadium 4 treten die restlichen Pigmentpunkte im Bereich des Deckelapparates etwa in Form eines W zusammen. Seine beiden Außenschenkel entsprechen den späteren Augenanlagen, der mittlere Teil der Anlage des Rostrums des Embryos.

In dem rein grünen Teil des Eies, der zum vegetativen Pol überleitet, treten in dieser Stufe dunkelgrüne Streifen in Erscheinung.

Im Stadium 5 ist der schwarze Doppelkreis im Bereich des animalen Poles verschwunden. An seiner Stelle liegt jetzt, deutlich durch die durchsichtige Eischale erkennbar, der schwarz pigmentierte Eizahn. Auch die rötlich pigmentierten Anlagen der Augen und des Rostrums heben sich in dieser Stufe klar ab.

Wie schon von anderer Seite festgestellt wurde, bestehen die normalen Gelege von *E. integriceps* aus 13 bis 14 Eiern. Zur Durchführung der Versuchszuchten wurden diese Eigelege samt ihrer Unterlagen den Eiablagekäfigen entnommen. Nach Prüfung unter dem Binokular auf ihre Unversehrtheit hin und nach Entfernung aller Gelege mit beschädigten Eiern wurden die voll intakten Gelege mitsamt der Unterlage, an der sie klebten, unmittelbar auf die Gaze der Hygrostatenschalen gelegt. Diese befand sich etwa 15 mm über dem Salzgemisch bzw. dem Wasser der Hygrostatenschalen. Infolge des geringen Abstandes der Gaze von den Salzlösungen bzw. dem Wasser stellt sich die Luftfeuchtigkeit im Zuchtraum der Schalen sehr rasch auf die jeweils gewünschte Stufe ein, der die Gelege bis zum Versuchsschluß ausgesetzt blieben. Der mit Schliff versehene Glasdeckel sorgte für dichten Abschluß des Zuchtraumes der Schale.

Das Ergebnis dieser Versuchsreihe, das die Eimortalität von *E. integriceps* unter verschiedenen Temperatur-Luftfeuchtigkeitskombinationen in

Prozentwerten umfaßt, ist in den Diagrammen Abb. 2a, b, c, d, e und in Tabelle 1 zusammengestellt.

Tabelle 1

Temp.		r. L.F. 0 %	33 %	53 %	75 %	90 %	100 %
20° C	(1)	4	5	5	5	5	6
	(2)	1474	1841	1418	2136	1801	2324
	(3)	9,7	7,4	6,1	6,0	6,2	29,6
	(4)	2,16	1,14	3,9	5,6	1,14	8,7
25° C	(1)	2	5	6	6	5	6
	(2)	661	1652	2209	1999	1626	1900
	(3)	12,5	4,4	7,8	11,2	1,9	31,0
	(4)	4,95	0,28	1,75	2,37	1,49	11,2
30° C	(1)	6	6	5	6	6	6
	(2)	2024	2111	1496	2170	2437	1931
	(3)	22,1	5,7	1,5	7,06	6,3	39,0
	(4)	10,37	3,08	1,52	3,45	6,72	10,1
35° C	(1)	6	5	5	6	6	8
	(2)	2288	2615	1785	2153	2309	3011
	(3)	39	15,3	1,04	19,5	21,6	39,9
	(4)	8,99	7,6	1,09	12,88	19,8	25,9
40° C	(1)	5	4	5	5	5	4
	(2)	1784	1753	2216	1797	1928	1334
	(3)	100	97,8	100	100	100	100
	(4)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

(1) Zahl der Proben/Versuch
(2) Zahl der Eier/Versuch
(3) Mittelwert der Mortalität in % für alle Versuchsproben
(4) σ = (Standardabweichung des Mittels)

Bei der Berechnung der Mittel in den Tabellen 1 und 2 sowie der Standardabweichungen der Mittel wurden einige Extremwerte vernachlässigt. Die Berechtigung hierzu ergibt sich aus der Formel von Pearson für die Vernachlässigung extrem abweichender Beobachtungswerte. (Nach freundlicher Mitteilung von Herrn Prof. P. V. Krishna Iyer Ma. PhD [Oxon], Professor für Statistik, Amerikanische Universität Beirut, Libanon):

$$t = \frac{x_1 - \bar{x}}{\sqrt{s^2\,(1-1/n)}}$$

Hierin bedeuten:

$\bar{x}$ = Mittelwert der übrigen Beobachtungswerte

$\bar{x}_1$ = extrem abweichender Beobachtungswert

gemäß Formel $\bar{x} = \dfrac{x_2 + x_3 + \ldots . x_n}{n-1}$

s^2 = Quadrat der Summe der Differenzen zwischen jedem Beobachtungswert außer x_1 und $\bar{x}$

gemäß Formel $s^2 = \dfrac{(x_2 - \bar{x})^2 + (x_3 - \bar{x})^2 + \ldots (x_n - \bar{x})^2}{n-2}$

n = Gesamtzahl aller Beobachtungswerte

Ist das gewonnene t größer als der in der t-Wert-Tabelle für 1 % und n — 2 Freiheitsgraden angegebene Wert, so ist der betreffende extrem abweichende Beobachtungswert zu vernachlässigen.

Die Kurven dieser Diagramme sind durch graphische Interpolation gewonnen. Ihnen lassen sich jene Temperatur-Feuchtekombinationen entnehmen, bei denen die Eimortalität 5 %, 10 %, 20 %, 30 %, 50 % und 100 % betrug. Diese Werte liegen dem Mortalitätsdia-

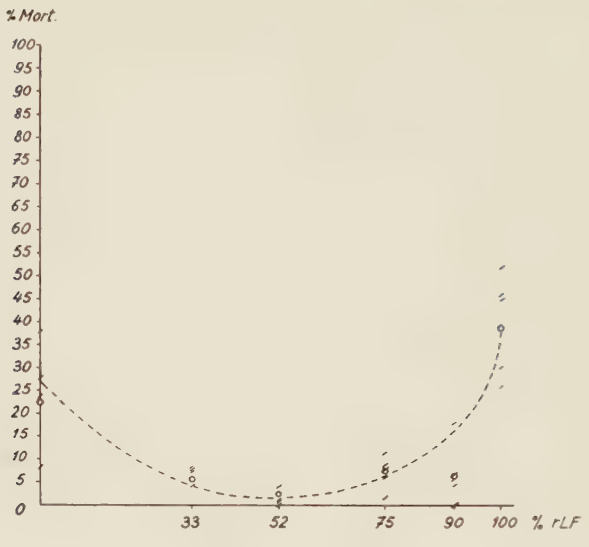


Abb. 2c. Bei 30° C

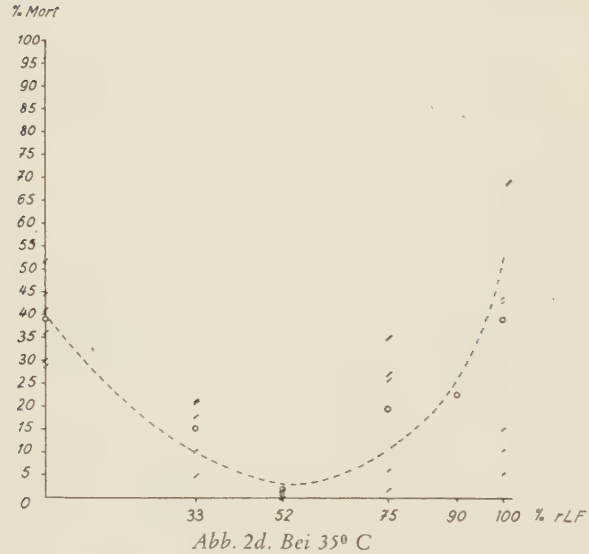


Abb. 2d. Bei 35° C

gramm der Eientwicklung von *E. integriceps* (Abb. 3) zugrunde, in dem die Isomortalitätskurven für 5 %, 10 %, 20 %, 30 % und 50 % Sterblichkeit der Wanzeneier eingetragen sind.

Sie zeigen, daß die *integriceps*-Eier besonders bei niederen Temperaturen extrem niedere und vergleichsweise hohe Luftfeuchtigkeit gut ertragen. Mit steigender Temperatur (etwa ab 30° C) verlieren sie diese Eigenschaft.

Zwischen 30 und 35° Celsius sowie rel. Luftfeuchtigkeiten von 31 % bis 75 % ist die Eimortalität am geringsten. Dieser Bereich entspricht demnach dem Temperatur-Luftfeuchtigkeitsoptimum der Eientwicklung.

Höhere Temperaturen (oberhalb 35° C) werden in Verbindung mit allen Luftfeuchtigkeitsstufen für die Eier verhängnisvoll: Der absolut letale Bereich des Eies liegt für alle Luftfeuchtigkeitsstufen bei Temperaturen oberhalb 37° C.

Letzteres deckt sich mit den Erfahrungen aus dem Freiland: Jahreszeitlich späte Niederschläge (bei vergleichsweise hohen Temperaturen) oder diesiges Wetter mit Windstille führen in Libanon gelegentlich zu sehr hoher Luftfeuchtigkeit, die die Ursache für das zuweilen in freier Natur feststellbare Absterben von *Eurygaster*-Eiern sein dürfte. Die Tatsache, daß im maritimen Klimabereich der Küste des libanesisch-syrischen Gebietes. *E. integriceps* nur vereinzelt vorkommt, dürfte ebenfalls auf die hohe relative Luftfeuchte dieses Gebietes zurückzuführen sein.

Im übrigen sind die optimalen Temperatur-Feuchtebedingungen von 20 bis 35° C und 30 bis 75 % r. LF im libanesisch-syrischen Massenverbreitungsgebiet von *E. integriceps* in freier Natur zumeist erfüllt.

Die Erfahrung, daß *E. integriceps* im zeitigen Frühjahr die Unterseite von Unkrautblättern zur Eiablage bevorzugt, dürfte mit den Temperatur-Feuchtigkeitsansprüchen des Wanzeneies zusammenhängen: Im libanesisch-syrischen Gebiet erreichen die Blattoberseiten in der fraglichen Zeit nach eigenen Feststellungen oft 2–4 Std. täglich Temperaturen von 40° C und darüber. Webster (1929) beobachtete ähnliches im Irak.

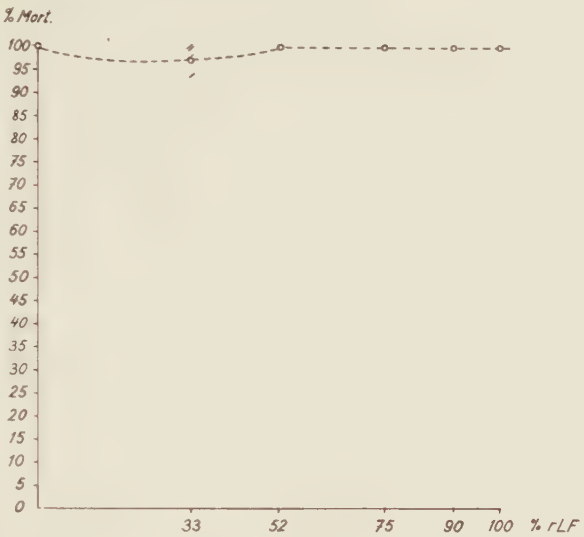


Abb. 2e. Bei 40° C

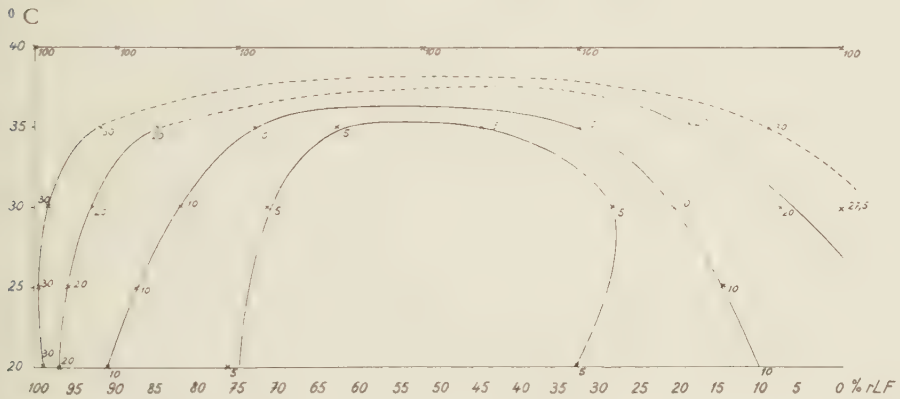


Abb. 3

B. Das Temperatur-Luftfeuchtigkeitsoptimum parasitierter Eier von *E. integriceps*

Das Ziel dieser Versuchsreihe war, die optimalen Entwicklungsbedingungen von *Asolcus semistriatus* im Wirtsei von *E. integriceps* und damit die Grundvoraussetzung für eine erfolgreiche Massenzucht der Wespe zu klären. Wie bei den nicht parasitierten *integriceps*-Eiern kam auch hier das schon von Pierce (1916), Shelford (1927) und Zwölfer (1934) benutzte Verfahren zur Anwendung, das eine Weiterentwicklung der erstmals von Buxton (1923) und Bodenheimer (1929) benutzten Mortalitätsdiagramme darstellt.

Bei den einzelnen Versuchen der Reihe wurden zunächst den 5–6 Tage alten und ständig mit 10%iger Zuckerlösung gefütterten Wespen frische Wanzeneier (Stadium 1 und 2) für 3–4 Tage zum Anstich geboten. Hiernach wurden die parasitierten Eier den verschiedenen

Temperatur-Feuchte-Kombinationen ausgesetzt und in diesen belassen, bis jeweils nach dem Schlüpfen der letzten Wespe 8 Tage verstrichen waren. Dann erfolgte die Versuchsauswertung durch Auszählen der Wirtseier, die normal von *semistriatus*-Wespen verlassen worden waren und jener, bei denen dies nicht der Fall war.

Die Anzahl der Wespen und jene, der ihnen vorgelegten Wirtseier war zu Versuchsbeginn stets so abgestimmt, daß deren 100%ige Parasitierung erwartet werden konnte. Nach Abschluß der Einzelversuche wurden zur Auswertung und zur Berechnung der Mortalitätsprozente nur jene Wirtseier berücksichtigt, die die für parasitierte Eier charakteristische schwärzliche oder gelbliche Verfärbung aufwiesen.

Jene Wirtseier, die *integriceps*-Nymphen entließen, wurden nicht mitgezählt. Die Mortalitätsprozente geben somit nur das Zahlenverhältnis normal von Wespenimagines verlassener Wirtseier und jener wieder, in denen die Parasitenembryonen bzw. -Larven im Verlauf des Versuches abstarben, als Folge der Einwirkung extremer Temperatur-Feuchtebedingungen.

Die erhaltenen Mortalitäts-Prozentwerte sind in den Diagrammen (Abb. 4 a, b, c, d, e) eingetragen und durch eine graphische Interpolationskurve (ausgezogene Linie) verbunden. (Die zugehörigen Zahlenwerte gibt Tabelle 2 wieder.)

Tabelle 2

Temp.		rLF 0 %	33 %	53 %	75 %	90 %	100 %
20° C	(1)	6	5	5	5	4	4
	(2)	2719	1774	3062	1510	1369	1502
	(3)	74,0	3,2	7,7	4,6	4,0	91,4
	(4)	26,9	3,8	3,9	3,9	3,3	12,7
25° C	(1)	5	5	5	6	5	4
	(2)	1627	1836	1519	2193	1793	1432
	(3)	3,6	3,6	22,5	8,3	3,5	100
	(4)	3,5	2,0	10,7	3,7	2,9	0,0
30° C	(1)	5	6	4	6	6	3
	(2)	1957	1766	1497	2223	1984	1395
	(3)	17,0	1,3	2,8	3,7	10,3	100
	(4)	11,8	2,1	2,9	2,8	6,7	
35° C	(1)	5	6	6	7	6	5
	(2)	1675	2046	1702	2605	2063	1782
	(3)	46,5	12,6	34,5	38,9	21,5	100
	(4)	21,4	6,8	16,4	28,3	18,8	0,0
40° C	(1)	5	5	5	6	5	4
	(2)	2176	1717	1693	2323	1869	1969
	(3)	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
	(4)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

(1) Zahl der Proben/Versuch
(2) Zahl der Eier/Versuch
(3) Mittelwert der Mortalität in % für alle Versuchsproben
(4) σ = (Standardabweichung des Mittels)

Jedes Diagramm der Abb. 4 enthält die Sterblichkeitskurve für eine bestimmte Temperaturstufe der Versuchsreihe und für die verschiedenen Luftfeuchtigkeitsstufen, die bei ihr zur Anwendung kamen.

Zum besseren Vergleich mit den Sterblichkeitskurven nicht parasitierter *integriceps*-Eier sind diese aus den Diagrammen Abb. 2 entnommen und als gestrichelte Linie in die Sterblichkeitsdiagramme der vorliegenden Versuchsreihe eingetragen.

Zwischen den Sterblichkeitskurven der parasitierten und der parasitenfreien Wirtseier ergeben sich auffallende Unterschiede: Die ersteren haben mehr oder minder W-förmige Gestalt, die besonders im Kurvenverlauf bei 20° C, 25° C und 35° C ausgeprägt ist. Demgegenüber zeigt der Verlauf der Sterblichkeitskurven parasitenfreier Wirtseier mehr oder minder U-Form.

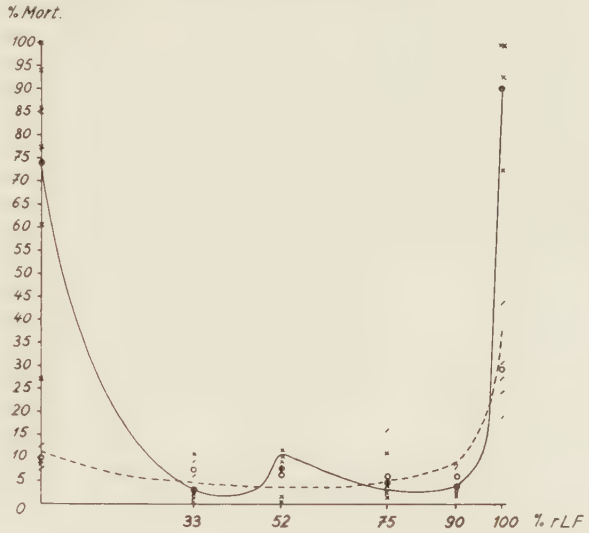


Abb. 4a. Bei 20° C

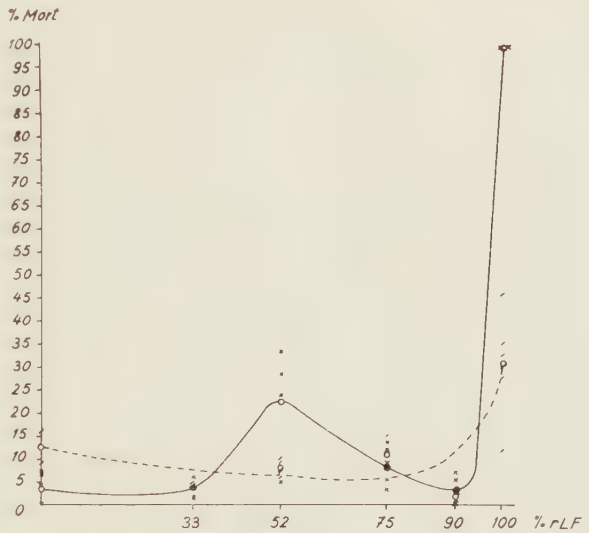


Abb. 4b. Bei 25° C

Die anfängliche Vermutung, daß die Wellenform der Sterblichkeitskurven parasitierter Wirtseier, die bislang bei Mortalitätsdiagrammen noch nicht beobachtet wurde, auf versuchstechnische Fehler zurückzuführen sei, war nicht haltbar: Sie kehrt übereinstimmend in allen Versuchen dieser Reihe wieder, die zu einer Temperaturstufe gehören. Auch entsprach die Versuchstechnik, die zu der U-Form der Sterblichkeitskurven nicht parasitierter Wirtseier führte (und die den von anderen Insekten bisher bekanntgewordenen Verhältnissen entspricht) vollkommen jener, die bei den parasitierten Wirtseiern zur Anwendung kam.

Was zunächst die Mortalität der bei 20°C gehaltenen parasitierten Wanzeneier betrifft, so ist sie für beide Extreme der r. LF (0% und 100%) mit über 50% Sterblichkeit der Parasitenlarven vergleichsweise sehr hoch. Man wird dies dem Umstand zuschreiben dürfen, daß bei dieser tiefsten Versuchs-Temperaturstufe die Entwicklung des Parasiten am längsten dauert (ca. 30 bis 34 Tage) und demgemäß sein Embryo bzw. seine Larve am längsten der extrem niederen bzw. hohen Luftfeuchte ausgesetzt bleibt. Mit dem Ansteigen der r. LF auf 33% nimmt die Mortalität bei dieser Temperaturstufe

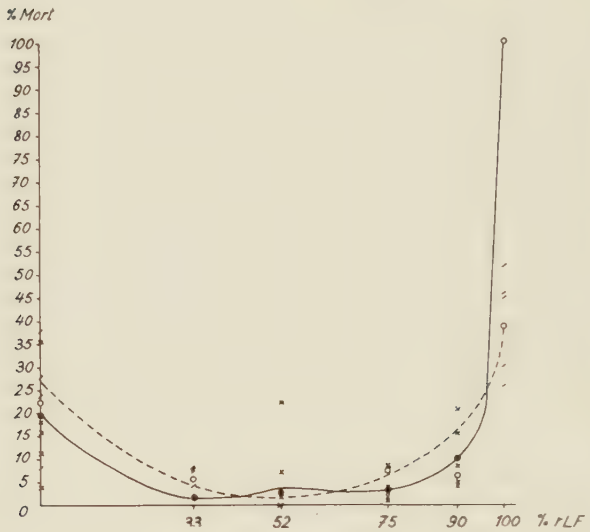


Abb. 4c. Bei 30° C

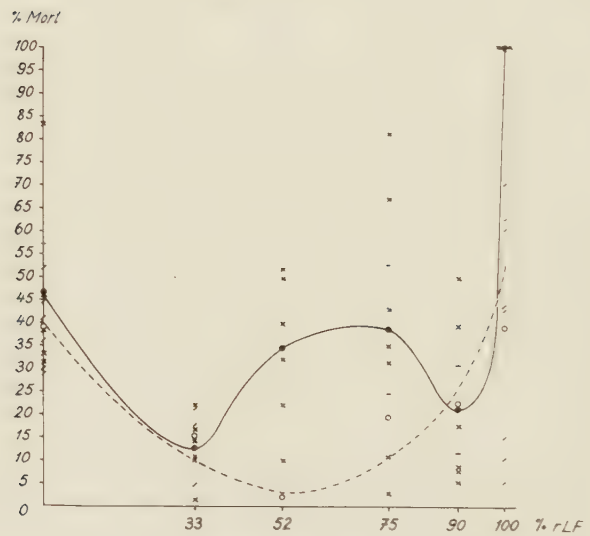


Abb. 4d. Bei 35° C

rasch ab. Sie steigt wieder im Bereich von 45–60 % r. LF, der für das nicht parasitierte Wirtsei relativ günstig ist, sinkt dann jedoch überraschenderweise erneut zwischen 75 und 90 % r. LF auf 5 % Sterblichkeit ab.

Die Wellenform der Sterblichkeitskurven erscheint in verschieden starker Betonung auch in jenen der Diagramme (Abb. 4 a, b und d) für die 20°, 25° und 35°-Stufe. Stets liegt der Wellenberg der Sterblichkeitskurven des parasitierten Eies über dem Tiefpunkt der Kurve des nicht parasitierten Wirtseies.

Bei 25° C ist die larvale Sterblichkeit des Eiparasiten schon bei 0 % r. LF vergleichsweise nieder (12,5 %). Sie steigt stufenweise zwischen 35 % und 52 % r. LF, fällt anschließend bis 90 % r. LF und steigt danach erneut an.

In der 30° C-Stufe verläuft der Wellenberg der Mortalitätskurve im mittleren Feuchtebereich vergleichsweise flach.

Unter 35° C erreicht die larvale Parasitensterblichkeit bei 0 % r. LF fast 50 %, erreicht den niedersten Wert (mit 12,5 %) bei ca. 33 % r. LF, nimmt zwischen 40–80 % r. LF wieder zu, um bei 90 % r. LF nochmals abzusinken. Bei 100 % r. LF steigt die Kurve steil an.

Unter 40° C erreichte die larvale Parasitenmortalität in Verbindung mit allen Feuchtestufen 100 %. Der obere absolut letale Bereich für die Entwicklung von *semistriatus* in *integriceps*-Eiern muß demnach zwischen 35° C und 40° C liegen.

Im ganzen geht aus den Diagrammen Abb. 4 (a, b, c, d, e) hervor, daß 1. höhere Luftfeuchtigkeit für die larvale *semistriatus*-Entwicklung in *inte-*

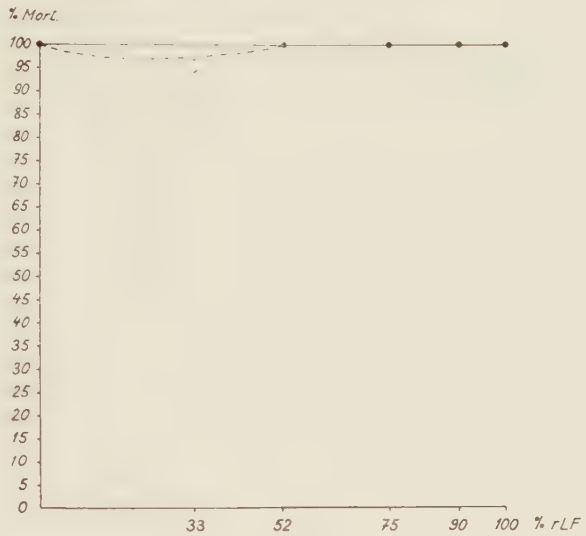


Abb. 4e. Bei 40° C

griceps-Eiern viel schädlicher ist als niedere, 2. schon ein geringer Luftfeuchteanstieg über 90 % r. LF die larvale Sterblichkeit rasch erhöht (die obere kritische Luftfeuchtigkeit liegt demnach bei ca. 90 %), 3. unter niederer Luftfeuchtigkeit für die Sterblichkeit parasitierter Eier die Temperatur ausschlaggebend ist, während unter hohen Luftfeuchtegraden die Temperatur hierfür eine untergeordnete Rolle spielt.

Bei zusammenfassender Behandlung der Einzelergebnisse dieser Versuchsreihe in „Isomortalitäts-Diagrammen" (Shelford 1927), wie sie in Abb. 2 bereits für das parasitenfreie *integriceps*-Ei dargelegt wurden, lassen sich diese Beziehungen noch übersichtlicher herausstellen.

In Abb. 5 ist dies durchgeführt: Sie enthält die Isomortalitätskurven sowohl für parasitierte *integriceps*-Eier (ausgezogene Linien) als auch für nicht parasitierte (gestrichelte Linie). Das Diagramm zeigt auf den ersten Blick, daß sich der Verlauf der Isomortalen der parasitierten Eier auffallend von jenen der nicht parasitierten unterscheidet:

Wird als optimaler Temperatur-Feuchtigkeitsbereich für die Entwicklung nicht parasitierter und parasitierter Eier die 5 %-Isomortale angenommen, so liegen die günstigsten Bedingungen für das nicht parasitierte Wirtsei zwischen 20–35° C und ca. 75–31 % r. LF (wie das schon Seite 17, Diagramme [Abb. 3] ausgeführt wurde). Für das parasitierte Wirtsei ergeben sich überraschenderweise 2 getrennte optimale Temperatur-Feuchte-Bereiche: Der eine liegt zwischen 20–30° C in Verbindung mit r. LF-Werten zwischen ca. 70 bis 90 %. Der andere liegt zwischen 20–32° C und r. LF zwischen ca. 30 bis 47 %. Diese Bereiche sind im Isomortalitätsdiagramm Abb. 5a gesondert zusammengestellt. Auffallenderweise decken sie sich nicht mit dem Optimum des nicht parasitierten Wirtseies, das sie nur unbedeutend überschneiden. Im wesentlichen liegen die beiden Optima für die Entwicklung von *semistriatus* im Peius-Bereich des Wirtseies. Und der Peius-Bereich für *semistriatus* wiederum fällt wesentlich mit dem Optimum des Wirtseies zusammen. Nur für die extrem niederen und hohen Luftfeuchtigkeitsgrade, ebenso für höhere Temperaturen, deckt sich der Peius-Bereich für Wirt und Parasit weitgehend. Die obere absolut letale Temperaturgrenze liegt im übrigen für beide bei ca. 37–38° C.

Im Fachschrifttum liegen bislang nur wenige Hinweise vor, die vergleichsweise herangezogen werden können. Heckel (1959) untersuchte das Temperatur-Luftfeuchtigkeitsoptimum des nicht parasitierten Eies von *Bupa-*

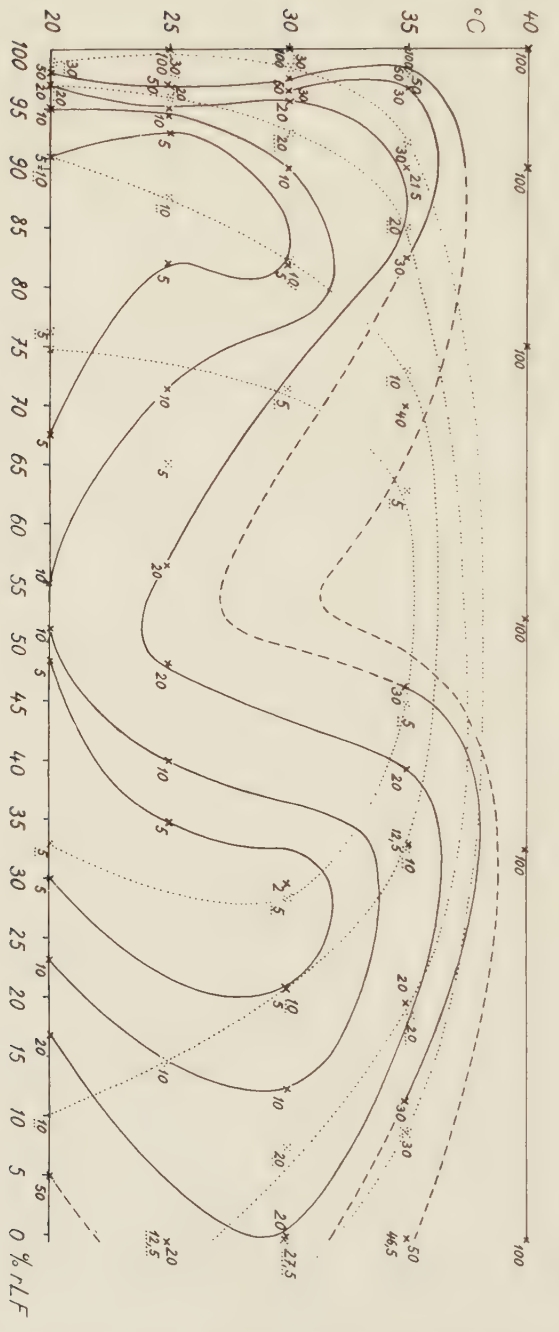


Abb. 5

lus piniarius L. *(Lep. Geom.)* und jenes für die Entwicklung der Chalcidide *Trichogramma embryophagum* Htg., die ersteres als Wirtsei benutzt. Sie gibt für Wirtsei und Parasit Isomortalitätsdiagramme, ohne jedoch die beiden wie oben zu kombinieren. Wird dies an Hand der Daten ihrer Untersuchung durchgeführt und die 20 % Isomortale als Grenzlinie des Optimalbereiches für Wirtsei und Parasit gewählt, dann resultiert das Diagramm Abb. 6. *T. embryophagum* weist zwar im Gegensatz zu *Asolcus semistriatus* (Nees) nur einen vitalen optimalen Bereich auf, der zwischen 22° bis 32° C in Verbindung mit 25–97 % r. LF liegt. Doch fällt er auch hier überwiegend in den Peius-Bereich des Wirtseies.

Für das Ei der Kieferneule, *Panolis flammea* Schiff., das ebenfalls als Wirt für *Trichogramma embryophagum* in Betracht kommt, gibt Zwölfer (1931) ein Isomortalitätsdiagramm. Ihm ist der Bereich der 20 % Isomortalen entnommen, der im Diagramm Abb. 6 als Temperatur-Feuchtigkeitsoptimum für das Wirtsei der *P. flammea* als ausgezogene Linie eingetragen wurde. Wie das Diagramm (Abb. 6) erkennen läßt, liegt auch mit Bezug auf diese Wirtsart das Optimum für die Entwicklung des Parasiten eindeutig im Peius-Bereich des Wirtseies.

Es scheint hier eine allgemeine Regel vorzuliegen, auf die bislang – zum mindesten im Verhältnis Parasit und Wirt – noch wenig geachtet wurde.

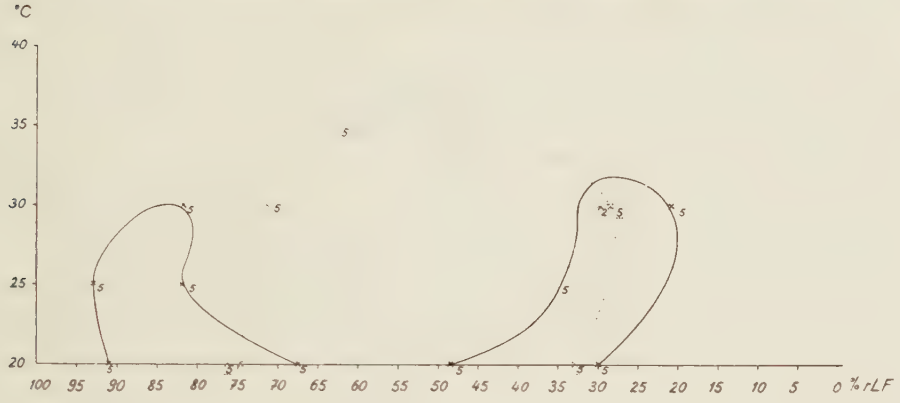


Abb. 5a

Daß bei den vorliegenden Beispielen die Mortalität parasitierter Eier gerade in jenem Bereich ansteigt, wo die nicht parasitierten Wirtseier günstigste Entwicklungsbedingungen besitzen, kann vielleicht folgendermaßen gedeutet werden:

Der hier im optimalen Bereich seiner Vitalität sich entwickelnde Wirts-Embryo beeinträchtigt Entwicklung und Gesundheit des in ihm schmarotzenden Wespen-Embryos bzw. der parasitischen Wespenlarve. Auf welche Weise dies geschieht, ist nicht bekannt. In Betracht kommen hierfür folgende Abwehrmaßnahmen des Wirtseies:

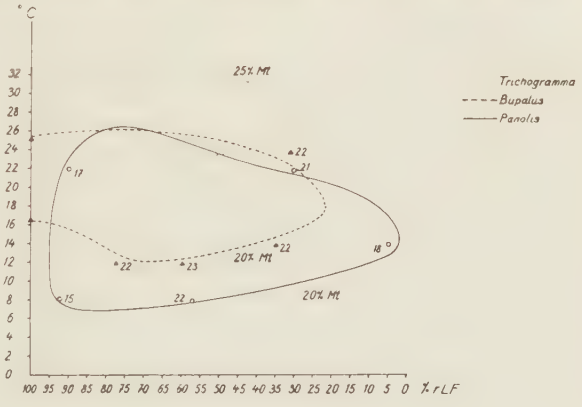


Abb. 6

1. Ausscheidungsprodukte, die unter Optimalbedingungen von den heranwachsenden Wirts-Embryonen erzeugt werden und die für die Wespen-Embryonen bzw. Larven giftig sind.
2. Ausscheidungsprodukte, die das Wachstum der Wespenlarve verzögern, so daß der Wirts-Embryo gegenüber der Wespe einen Entwicklungsvorsprung gewinnt und letztere schließlich abtötet.
3. Abkapseln des Parasiteneies bzw. -Embryos durch Bildung eines Schutz-Gewebes, das eine Kommunikation von Wirts- und Parasitenembryo verhindert und letzteren dadurch abtötet (wie es ähnlich von Larven einiger Insektenarten schon bekannt ist).

Die erstgenannte Möglichkeit erscheint am wahrscheinlichsten, da die beiden anderen Abwehrmechanismen zu einem vollen Abschluß der Embryonalentwicklung der Wanze und zum Schlüpfen von Wanzen-Nymphen führen müßten.

C. Die Verwendung kühl gelagerter Wanzeneier zur Zucht des Eiparasiten *A. semistriatus* (Nees)

Im vorstehenden Abschnitt wurde die Frage behandelt, bei welcher Temperatur und Luftfeuchtigkeit der Eiparasit *Asolcus semistriatus* in *frisch* abgelegten Eiern von *Eurygaster integriceps* am besten gezüchtet werden kann.

Soll der Eiparasit erfolgreich zur biologischen Bekämpfung der Getreidewanze eingesetzt werden, dann muß er bereits zu Beginn der Eiablagezeit der Wanze für das Freiland in sehr großer Zahl zur Verfügung stehen:

Nach den rein empirisch gemachten Erfahrungen in Isfahan sind zur wirksamen biologischen Bekämpfung von *Eurygaster* je ha 10 000–30 000 *semistriatus*-Wespen erforderlich. Da die Befallsgebiete oft tausende von Hektar umfassen – so erstreckte sich beispielsweise das türkische Befallsgebiet von *integriceps* 1958 auf rund 60 000 ha – werden für ihre erfolgreiche Behandlung im Masseneinsatzverfahren bis zu 1 Milliarde Wespen und mehr benötigt[12]. Da aus jedem *Eurygaster*-Wirtsei nur eine Wespe schlüpft, erfordert eine künstliche Massenzucht bereits in den Monaten *vor* Beginn der Wanzenlegeperiode eine entsprechende Zahl von Wirtseiern. Wollte man diese durch Sammeln im Freiland gewinnen, dann käme das Ergebnis der Wespenmassenzucht für eine erfolgreiche biologische Aktion zu spät, da die Eiablagezeit der Wanze im wärmeren Teil ihres Verbreitungsgebietes bereits gegen Mitte Mai ausläuft.

Da es bisher nicht gelang, die durch die Übersommerung und Überwinterung der Wanze bedingte Diapause zu brechen, ist man in Isfahan zwecks Gewinnung größerer Wirts-Eimengen zum Antreiben der den Überwinterungslagern entnommenen Wanzen in den ausgehenden Wintermonaten übergegangen. Doch konnte mit diesem Verfahren die angestrebte Massenproduktion an Wirtseiern bislang nicht voll erreicht werden.

Nun hat erstmalig Zwölfer (1959) einen Weg zur Lösung dieses Problems aufgezeigt, indem er eine ganze Reihe mit *Eurygaster integriceps* verwandter Wanzenarten mit verschiedenen, über das Jahr verteilten Entwicklungszeiten, als Ersatzwirte für *Asolcus semistriatus* nachwies.

In diesem Zusammenhang tauchte auch die Frage auf, wieweit es möglich ist, Eier von *Eurygaster integriceps* durch Kühllagerung parasitierungsfähig zu halten und damit neben der Verwendung von Ersatzwirt-Eiern zur Intensivierung der Parasitenmassenzucht beizutragen.

Zur Prüfung dieser Frage wurden Eier von *E. integriceps* im 1. und 2. Entwicklungsstadium bei $+ 6^0 \pm 0{,}5^0$ C gelagert und täglich ein Teil davon den Parasitenwespen für 4–5 Tage (bei Zimmertemperatur) zum Anstich geboten. Anschließend wurden die den Parasiten ausgesetzten Eier bei höherer Temperatur weitergezüchtet.

Was zuerst die *unparasitiert* gebliebenen Wanzeneier des 1. und 2. Entwicklungsstadiums betrifft, so zeigte sich, daß ihr unterer Temperaturschwellenwert der Entwicklung nahe bei der verwendeten Kühltemperatur von

[12] Nach mündlicher Mitteilung von Prof. Zwölfer.

6° C liegt. Sie entwickelten sich, in Zimmertemperatur verbracht, nach spätestens 19 Tagen normal zum Stadium 3 und anschließend bis zum Schlüpfen.

Ein Parallel-Versuch mit ca. 5600 nichtparasitierten Wanzeneiern, die bei − 3° ± 0,5° C kühlgelagert wurden, ergab, daß diese bis spätestens zum 22. Tage nach Beginn der Kühllagerung alle abstarben.

Die Kühllagerung nicht parasitierter Eier von *E. integriceps* führte somit bei 3° C innerhalb von drei Wochen zum Tod, bei 6° C dagegen während der gleichen Zeit zur Weiterentwicklung. Sollte es eine Temperatur geben, bei der sich die Wanzeneier länger als 3 Wochen lebend lagern lassen, so muß diese demnach zwischen 3° C und 6° C liegen.

Ein zweiter Versuch mit ca. 8000 Wanzeneiern, die zunächst für 6–8 Tage bei 3° C und anschließend bei 6° C kühl gelagert wurden, ergab überraschenderweise die besten Ergebnisse. Mit diesem Ausgangsmaterial wurden die höchsten Parasiten-Schlüpfprozente erzielt.

Die zuerst bei 6° C kühl gelagerten und danach (in verschiedenem Lagerungsalter) von *Asolcus* parasitierten Wanzeneier zeigten Parasitierungsprozente, die in folgender Tabelle zusammengestellt sind:

Tabelle 3

Zahl der Tage zwischen Ablage und Infektion	Gesamtzahl der Versuchseier	der Proben je Einzelversuch	Prozentsatz der eindeutig parasitierten Eier im Mittel
0	8770	24	91,8
1	7544	21	90,0
2	1048	4	99,0
4	2106	5	66,8
5	6196	12	70,0
7	4541	11	98,0
8	3791	7	83,3
9	669	2	8,15[1]
12	2299	7	73,8
14	1048	4	63,7
17	2501	6	98,8
18	1047	3	99,8
		Total	935,0
		935,0 : 11 = 85	

[1] Vernachlässigt!

Wie aus ihr hervorgeht, wurden die 1–18 Tage alten Wanzeneier in ungefähr gleichbleibend hoher Quote von *Asolcus semistriatus* parasitiert.

Die Mittelwerte des Prozentsatzes parasitierter Eier dieser Tabelle schwanken im wesentlichen zwischen 70–99 %. Der Durchschnitt aller Mittelwerte liegt bei 85 %: Die Kühllagerung der Wanzeneier war somit der Eiparasitierung nicht abträglich.

Eine weitere für die Praxis der Wespenmassenzucht wichtige Frage betraf das günstigste Alter der Wespen, wenn diese zur Parasitierung frischer oder kühlgelagerter *Eurygaster*-Eier eingesetzt wurden.

Während bei den bisherigen Versuchen stets 3–4 Tage alte (und gefütterte) Wespen zu den Wirtseiern gesetzt wurden, die dann auch in den meisten Fällen weitgehend parasitiert werden, habe ich in einer weiteren Versuchsreihe teils frisch abgelegte, teils unmittelbar nach der Ablage für kürzere oder längere Zeit kühl gelagerte Wanzeneier Wespen vorgesetzt, die kurz vorher

geschlüpft waren. Ihr Alter betrug im Höchstfall 2 Tage (bei Zimmertemperatur). Diese jungen Wespen wurden ebenso wie die älteren in den früher beschriebenen Versuchen eingesetzten Wespen 4 Tage mit den Wirtseiern belassen. Das Ergebnis dieses Infektionsversuches ist in nachstehender Tabelle zusammengestellt:

Tabelle 4

Zahl der Tage zwischen Eiablage und Infektion	Eier		Parasitierungsprozente
	Total	Eindeutig parasitiert	
0	93	9	8,7
0	122	43	33,3
0	163	26	16,0
3	312	8	2,6
7	265	120	45,1
9	337	70	20,8
14	268	32	11,8
14	262	42	16,0
14	97	97	100,0
14	112	2	1,8
14	56	37	66,6

Sie zeigt einen sehr großen Schwankungsbereich der Parasitierungsprozente, selbst für solche Wirtseier, die frisch abgelegt den Versuchswespen vorgesetzt worden waren. Der bemerkenswerte Unterschied der Parasitierungsprozente im Vergleich zur Tabelle 3 kann nicht auf die Zeitdauer der Kühllagerung der Eier zurückgeführt werden. Sonst hätten sich solche Schwankungen auch schon in den Versuchen zeigen müssen, die in Tabelle 3 zusammengefaßt wurden. Der einzige Unterschied in der Versuchsanordnung zu Tabelle 3 und Tabelle 4 lag im Alter der Versuchswespen. Bei Tabelle 3 handelte es sich um 3–4 Tage alte und offensichtlich schon legereife Wespen, während in der Versuchsreihe Tabelle 4 junge, höchstens 2 Tage alte Wespen eingesetzt worden waren. Es ist anzunehmen, daß diese ihre volle Legereife noch nicht erreicht hatten, sie wird – bei Zimmertemperatur und Fütterung – offenbar erst im Laufe von 4 Tagen gewonnen.

D. Die Lagerungsfähigkeit parasitierter Wanzeneier bei niedriger Temperatur

Die Frage, wie lange sich parasitierte Wanzeneier ohne wesentlichen Verlust ihrer Schlüpffähigkeit bei niedrigen Temperaturen lagern lassen, hat für eine biologische Großbekämpfung der Getreidewanze erhebliche Bedeutung. Nach dem oben über den zeitlichen Einsatz des Eiparasiten bei einer solchen Aktion Gesagten wäre es wünschenswert, parasitierte Eier der Getreidewanze für 10–12 Monate bei tiefer Temperatur lebend erhalten zu können, um auf diese Weise die Parasiten stets in Bereitschaft zu haben. Wie bereits erwähnt, muß der Parasiten-Einsatz für biologische Bekämpfungszwecke zu Beginn der Eiablage der Wanze erfolgen. Kommt er später, so entgehen die zuerst abgesetzten Wanzengelege dem Angriff der Wespen. Diese, die normalerweise im Freiland bis zu 3 Generationen durchlaufen, und deren Population dann in geometrischer Progression zunimmt, verlieren bei verspätetem Wes-

peneinsatz unter Umständen den Vorsprung einer vollen Generation, was den Erfolg der Bekämpfungsaktion wesentlich vermindern kann.

Zwecks Prüfung der Frage, wie lange sich die parasitierten Wanzeneier schlüpffähig kühl lagern lassen, wurde von einer großen Zahl bei 6°C aufbewahrter parasitierter Wanzeneier wöchentlich etwa 1000–2000 entnommen und zur Feststellung ihrer Schlüpffähigkeit bei Zimmertemperatur und 70 bis 75 % r. LF weitergezüchtet.

Eine Übersicht über die Ergebnisse dieses Experiments gibt die folgende Tabelle:

Alter in Wochen	Zahl der Eier je Probe	Zahl geschlüpft	Prozentsatz geschlüpft
1. Woche	1307	1161	88,3 %
2. Woche	1682	1453	87,1 %
3. Woche	1554	1414	91,0 %
4. Woche	1986	1144	57,6 %
5. Woche	1566	522	33,3 %
6. Woche	1271	76	6,0 %
7. Woche	1483	6	0,32 %
8. Woche	716	7	0,98 %

Aus ihr geht hervor, daß der Prozentsatz schlüpffähiger, parasitierter Wanzeneier sich bis zur dritten Woche bei etwa 90 % hielt, danach aber rapide absank, um nach acht Wochen praktisch zu erlöschen.

Die Hoffnung, parasitierte Wanzeneier bei tiefer Temperatur 10–12 Monate schlüpffähig erhalten zu können, erfüllte sich somit nicht. Das Mißlingen dieses Versuches ist nicht überraschend, wenn man bedenkt, daß die Überwinterung der Wespen normalerweise als begattetes ♀ erfolgt. Es muß späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, zu klären, wie lange begattete ♀♀ ohne Schädigung ihres Fortpflanzungsvermögens kühl gelagert werden können.

E. Die Verwendung von Wanzeneiern in fortgeschrittenem Entwicklungszustand zur Zucht von *A. semistriatus* (Nees)

Stehen den Wespen zur Eiablage frisch abgelegte Wanzeneier (Stufe 1 und 2) neben solchen zur Verfügung, die sich bereits in fortgeschrittener Embryonalentwicklung (Stufe 3–5) befinden, dann bevorzugen sie – wie schon seit längerem bekannt ist – eindeutig die frischen Eier zum Anstich. Ein entsprechendes Verhalten ist auch von anderen Eiparasitenarten bekannt geworden, so z. B. von verschiedenen Chalcididen der Gattung *Trichogramma*.

Aus diesem Grunde wurden für die oben besprochenen Versuchsreihen nur Wanzeneier des 1. und 2. Entwicklungsstadiums verwendet. Unter den in den Weizenfeldern gesammelten *integriceps*-Gelegen fanden sich jedoch auch zahlreiche, die bereits über die 2. Entwicklungsstufe hinaus fortgeschritten waren. Sie wurden zunächst für anderweitige Versuche mit Insektiziden zurückgestellt und in offenen Schachteln im Labor aufbewahrt.

An diesen Eiern, die sich im Entwicklungsstadium 3–5 befanden, wurden wiederholt *semistriatus*-Wespen beim Anstich beobachtet, die aus benachbarten Zuchtkäfigen entwichen waren. Die Gelege mit angestochenen Eiern

wurden zunächst in Glasröhrchen isoliert. Sie verfärbten sich nach etwa fünf Tagen schwärzlich und entließen nach 18–20 Tagen junge Wespen.

Im Hinblick auf die Bedeutung, die diesem Befund möglicherweise für die Praxis der Massenzucht von *semistriatus* zukam, wurde er in größerem Umfang nachgeprüft. Eine größere Zahl *Eurygaster*-Eier des 4. und 5. Stadiums wurde mit *semistriatus*-Wespen zusammengebracht und jedem Einzelversuch eine 10prozentige Zuckerlösung als Wespennahrung beigegeben. Die Zahl der Wanzeneier je Zuchtbehälter lag zwischen 75–200. Die Zahl der jedem Einzelversuch zugesetzten ca. 3–4 Tage alten Wespen schwankte zwischen 5–10. In Ermangelung frischer Wirts-Eigelege begannen auch sie die älteren Eier anzustechen, die sich in der Folge in wechselnder Zahl schwärzlich verfärbten und später junge Wespen entließen.

Das auf diese Weise erzielte Schlupfprozent an Parasiten lag zwischen 15,7% und 90,6%. Im Mittel von insgesamt 11 Einzelversuchen wurde eine Parasitierung von rund 50% erzielt. Eine erfolgreiche Parasitierung ist demnach auch noch im vorgerückten Entwicklungszustand der Wirtseier (Stadium 4 und 5) möglich, gelingt jedoch nicht so sicher wie bei frisch abgelegten Wirtseiern (des Stadiums 1 und 2).

Zur erfolgreichen Parasitierung älterer Wanzeneier durch *A. semistriatus* muß allerdings eine wesentliche Voraussetzung erfüllt sein: Die Wespen, denen die Wirtseier vorgelegt werden, müssen ein Alter von mindestens 4 bis 5 Tagen haben (und schon legereif sein). Sind sie jünger, dann schlüpfen in der Regel die Wanzen-Nymphen aus den Wirtseiern, ehe die Wespen ihre Eiablagereife erreicht haben.

F. Diskussion der Ergebnisse und Folgerungen für die Massenzucht von *A. semistriatus* Nees

Sowohl für die Entwicklung des Eies von *E. integriceps* als auch für jene seines Parasiten *Asolcus semistriatus* ergaben sich optimale Temperatur-Luftfeuchtigkeitsbedingungen, die – zum mindesten im südlichen Teil des Verbreitungsgebietes beider Arten – in den Weizenfeldern zur Zeit des Auftretens von Wanzenei und Parasit häufig verwirklicht sind.

Dies gilt auch noch bei beiden Arten für den Bereich weniger günstiger (Peius) und ungünstiger Bedingungen (Pessimum). Sie können selbst in der Hauptzeit für das Ei der Wanze und das Auftreten der Wespe unter gewissen Witterungsbedingungen im Kleinklima der Weizenfelder gegeben sein. Besonders das Pessimum bei 100% r. LF (in Verbindung mit Temperaturen von 20–35°C) ist in manchen Jahren mit ausnahmsweise reichen Niederschlägen im Frühjahr in den Weizenfeldern des libanesisch-syrischen und auch in jenen des türkischen Verbreitungsgebietes öfters realisiert. Es ist nicht nur für die Entwicklung der Populationen des Eiparasiten verhängnisvoll, sondern – wie Zwölfer schon 1930 zeigte – auch für jene seines Wirtes, also der Getreidewanze selbst.

Für die obere letale Temperaturgrenze bei langer Einwirkungsdauer ergaben die Versuche übereinstimmend für Wirtsei und Parasit ca. 37°C. Diese Temperatur wird im südlichen Verbreitungsgebiet der Wanze in den Weizenfeldern für gewöhnlich im Juni erreicht. Brown und nach mündlicher Mitteilung ebenso Zwölfer (1959) wiesen darauf hin, daß diese Temperaturstufe von 37°C, wenn sie im Bereich der reifen Ähren der Weizenfelder

auftritt, den Abflug der Jungwanzen in die Übersommerungslager veranlaßt. Es scheint demnach, daß die 37°C-Stufe nicht nur für das Ei sondern auch für die Jungwanze (und für die Nymphen?) bei Dauereinwirkung die obere letale Temperaturgrenze bildet.

Für die Wespen-Imagines ist diese Frage noch nicht geklärt. Auch ist über ihren Verbleib während der heißen Sommermonate (Juli, August, September) nichts bekannt. Die Schattentemperaturen erreichen in manchen Teilen des südlichen Verbreitungsgebietes in dieser Zeit tagsüber Werte bis zu 45°C und auch die nächtlichen Minima halten sich oft über 30°C.

Es ist anzunehmen, daß Wespen-Herkünfte aus dem mittleren und nördlichen Teil des Verbreitungsgebietes von *semistriatus* sich hinsichtlich ihrer Temperatur-Luftfeuchtigkeitsansprüche anders verhalten als die südlichen Provenienzen. Man wird daher die mitgeteilten Versuchsergebnisse nicht auf Wespenmaterial aus dem mittleren oder nördlichen Verbreitungsgebiet der Art übertragen dürfen.

Für die Praxis der Massenzucht ergaben sich aus den dargelegten Untersuchungsergebnissen folgende Rückschlüsse:

1. Bei Anwendung der für die *Asolcus*-Zucht optimalen Temperatur von 25–30°C und einer relativen Luftfeuchtigkeit von 25–40% oder einer solchen von 75–90% bestehen die günstigsten Zuchtbedingungen. Unter diesen läßt sich die Parasiten-Mortalität sehr nieder (unter 5%) halten. Wird berücksichtigt, daß für einen biologischen Großeinsatz von *Asolcus* gegen die Getreidewanze bis zu 1 Milliarde Wespen benötigt werden, und daß bei dem herkömmlichen, rein empirisch entwickelten Verfahren der Massenzucht in Isfahan mit einer durchschnittlichen Mortalität von 58% (Alexandrov 1949) zu rechnen ist, dann erhellt dies die praktische Seite der Untersuchungsergebnisse, deren Berücksichtigung zu einer erheblichen technischen Verbesserung der *Asolcus*-Zucht führen kann.
2. Die Zucht von *A. semistriatus* bei über-optimalen Temperaturen (30 bis 35°C) führt zwar zu einer Beschleunigung der Entwicklung und damit der Generationenfolge, verringert jedoch gleichzeitig den Prozentsatz geschlüpfter Wespen. Eine Verwendung dieser Temperaturen ist daher nicht ratsam, außer wenn bestimmte Umstände eine besonders schnelle Entwicklung des Parasiten verlangen.
3. Nach Kühllagerung nichtparasitierter Wanzeneier der 1. und 2. Entwicklungsstufe bei 6°C ist nur innerhalb der ersten 3 Wochen (unter Zimmertemperatur) eine für praktische Zwecke der Massenzucht erfolgreiche Parasitierung möglich. Nach dieser Zeit erreichen die Wirtseier das 3. Stadium und entwickeln sich bis zum Schlüpfen der Wanzen-Nymphen weiter.

   Das günstigste Ergebnis hinsichtlich des Schlüpfprozentes der Wespen ergaben solche parasitierten Eier, die zunächst eine Woche lang bei 3°C und danach bei 6°C gelagert worden waren.
4. Parasitierte Wanzeneier mit annähernd abgeschlossener Entwicklung des Parasiten lassen sich ohne wesentliche Beeinträchtigung der Schlüpffähigkeit der Wespen etwa 3 Wochen bei 6°C kühl lagern. Nach dieser Zeit nimmt die Schlüpffähigkeit der Wespen merklich ab, um nach etwa 7–8 Wochen kühler Lagerung zu erlöschen.

   Das Problem der Einwirkung tieferer Temperaturen auf nichtparasitierte und auf parasitierte Wanzeneier wird in der vorliegenden Untersuchung nur angeschnitten und nicht erschöpft. Hier liegt noch ein wich-

tiges Feld zur weiteren Bearbeitung brach. Insbesondere wäre auch zu klären nötig, unter welchen Temperatur-Luftfeuchtigkeitsbedingungen begattete *semistriatus*-Weibchen am längsten lebend und voll fortpflanzungsfähig gehalten werden können.

5. Die Verwendung von *Eurygaster*eiern in fortgeschrittenem Entwicklungszustand (Stadium 3 und 4) zur Zucht von *Asolcus* ist zwar möglich, wenn keine frisch abgelegten Wirtseier zur Verfügung stehen. Doch sind die Schlüpfergebnisse an Wespen aus solchen Zuchten sehr ungleichmäßig und für Massenzuchtzwecke unbefriedigend.
6. Die besten Parasitierungsergebnisse wurden (bei Zimmertemperatur) mit ca. 4 Tage gefütterten Wespen erzielt.

Zusammenfassung

Die Pentatomide *Eurygaster integriceps* Put. ist Großschädling an Getreide, insbesondere an Weizen, im Vorderen Orient. Sie verursacht hier gegenwärtig jährliche Ernteverluste bis zu 70 Millionen US-Dollar.

Unter den bisher erprobten Bekämpfungsverfahren ist eine biologische Methode mit Hilfe des Eiparasiten *Asolcus semistriatus* (Nees), einer Proctotrupide, die wirtschaftlich aussichtsreichste. Voraussetzung für ihre Anwendung im großen ist die künstliche Massenzucht des Parasiten. Der vorliegende Beitrag versucht, auf experimentellem Wege einige für die Praxis der Massenzucht wichtige Fragen zu klären.

Der Einfluß von Temperatur und rel. Luftfeuchtigkeit auf die Entwicklung parasitierter und nichtparasitierter Wirtseier wurde unter 5 verschiedenen Temperatur- und 6 verschiedenen Luftfeuchtigkeitsstufen untersucht. Für das nichtparasitierte Wirtsei liegt der Bereich geringster Sterblichkeit zwischen Temperaturen von 20° C und 35° C und rel. Luftfeuchtewerten von 31% und 75%. Im Gegensatz hierzu sind für parasitierte Wirtseier zwei Optima vorhanden: Das eine liegt zwischen Temperaturen von 20 bis 30° C und 25% und 40% r. LF, das andere zwischen 20–27,5° C und 75% bis 90% r. LF. Die Optima für parasitierte und nichtparasitierte Wirtseier stimmen nicht überein. Die ersteren liegen im wesentlichen im Peius-Bereich des nicht parasitierten Wirtseies. Die letale obere Temperaturgrenze liegt für Parasit und Wirt zwischen 37–38° C. Die rel. Luftfeuchtigkeit von 100% ist bei Dauereinwirkung für beide gleich ungünstig.

Nichtparasitierte Wirtseier können bis zu 3 Wochen unter Temperaturen von 6° C in vollem Umfang parasitierungsfähig erhalten werden. Nach dieser Zeit geht ihre Parasitierungsfähigkeit rasch zurück. Nicht parasitierte Wirtseier, die bei 3° C gehalten werden, sterben binnen 22 Tagen sämtlich ab. Nichtparasitierte Wirtseier, die zunächst eine Woche bei 3° C und anschließend unter 6° C gehalten werden, geben bei späterer Parasitierung die besten Parasitenzuchtergebnisse.

Wirtseier mit vorgeschrittener Embryonalentwicklung (Stufe 4 und 5) können noch erfolgreich parasitiert werden, doch sind die hierbei erzielten Parasitierungsergebnisse sehr ungleichmäßig.

Die Ergebnisse der Versuche und ihre praktische Nutzbarmachung werden abschließend erörtert.

Summary

The Pentatomid *Eurygaster integriceps* Put. is a major pest of cereals, especially wheat, in the Near East, where it causes annual losses of up to $ 70 000 000.

A biological control method using a Proctotrupid egg parasite, *Asolcus semistriatus* (Nees), is the most promising of the measures tried up till now. For its use on a large scale this necessitates the mass rearing of the parasite under artificial conditions and the present work is an attempt to clear up experimentally some of the problems connected with it.

The effect of temperature and relative humidity on the development of parasitized and nonparasitized host eggs was studied for 5 different temperatures and 6 different relative humidities. With nonparasitized eggs, the lowest mortality occurs at 20–35° C and 31–75 % RH. On the other hand, with parasitized eggs there are two optima, one at 20–30° C and 25–40 % RH, the other at 20–27,5° C and 75–90 % RH. The optima for parasitized and nonparasitized eggs thus do not coincide, the former lies essentially in the Peius region of the nonparasitized eggs. The lethal upper temperature limit lies between 37 and 38° C for parasite and host and constant 100 % RH is equally unfavourable to both.

Nonparasitized host eggs can be kept in a suitable condition for parasitization for up to 3 weeks at 6° C. After this period, their suitability for parasitization quickly decreases. Nonparasitized eggs kept at 3° C all die within 22 days. Eggs which are first kept for one week at 3° C and then below 6° C give the best results when later parasitized.

Host eggs with advanced embryonic development (stages 4 and 5) can still be successfully parasitized but the results are irregular.

Finally, the results of the tests and their use in practice are discussed.

Literatur

Achard, E.: Le Soundans l'Etat de Syrie en 1925 et 1926. Syrie. Minist. Trav. Pub. E. Agric. Damas*.

Adle, A. H.: Se Souné ou Sen *(Eurygaster integriceps)* et ses dégats en Syrie et en Perse. Conf. intern. Blé, 1927. Rome, Institut Internat. d'Agric. 1927*.

Alekseev, Y. A.: The biological Control of the noxious Corn Bug *Eurygaster integriceps* Put. by means of Egg parasites. (Russ.) Bull. Plant Prot. 1940 (4), S. 81–84, Leningrad, 1940*.

Alekseev, Y. A. and Shchepetil'nikoya, V. A.: The more extensive Use of Fowls in the Control of Insect Pests. (Russ.) Bull. Plant Prot. 1941, S. 3–8, Leningrad, 1941*.

Alexandrov, N.: *Eurygaster integriceps* Put à Varamine et ses Parasites. Ent Phytop. Appl. (Nr. 5, 6, 7, 8), S. 11–14, S. 15–23. Teheran, 1949.

Archangel'skii, N. N.: Summary of the Scientific Research Work of the Institute of Plant Protection for the year 1939. A. Study upon the injurious Corn Bug *Eurygaster integriceps* Put. in order to elaborate Control Measures against it. (Russ.) Lenin Acad. agric. Sci., Leningrad, 1940*.

Arnoldi, K. V.: On the Conditions and Phases of the Spring Transition of *Eurygaster integriceps* to active Life as observed in south-western Uzbekistan. (Russ.) C. R. Acad. Sci., USSR (Nl S.) 40 (1), S. 35–37. Moscow, 1943*.

Averin, V. G.: Review of the Pests noticed in the Government of Charkov during 1913. Report of the Entomological Bureau of the Jemstvo of the Government of Charkov. (Russ.), Charkov, 1913*.

Bodenheimer, F. S.: Studien zur Epidemiologie, Ökologie und Physiologie der Afrika-

nischen Wanderheuschrecke (*Schistocerca gregaria* Forsk.). Z. ang. Ent. 15, S. 435–557, Berlin, 1929.

Borodin, D. N.: On the Discovery of two Egg-parasites in the Environs of Stavropol (Russ.). Friend of Nature 11 (5), S. 126–129. Petrograd, 1916*.

Bullmann, O. und Faber, W.: Studien zum Getreidewanzeproblem. Pflanzenschutzberichte 20, S. 33–160. Wien, 1958.

Buxton, P. A.: On Predicting the Seasonal Prevelance of an Insect. Trans. Roy. Soc. Tropic. Medicine and Hygiene. 16, S. 465–468. 1923.

Can, E.: Laboratoriums-Untersuchungen zum Vermehrungspotential von *Hadronotus carinatus* Masner i. l. (Proct. Telen). Z. f. angew. Ent. 45 (4), S. 411–414. 1960.

Chernova, O. A.: New Data on the Morphology and Fecundity of Dipterous Parasites of *E. integriceps* (zitiert nach Fedotov, D. M.* – Moscow Akad. Nank USSR, 1947, Bd. 1).

Dalla Torre, C. G. de: Catalogus Hymenopterum. 5., Leipzig, 1898.

Defago, G.: Observation sur les punaises des cereales en Suisse. Bull. Murith. fasc. 54, S. 94–136, Lausanne, 1937.

Evlakhova, A. A.: The Application of the micro-biological Method in the Control of the Noxious Little Tortoise. (Russ.) Dokl. vsesoyuz. Akad. sel.-khoz. Nauk Lenina. 18 (3), S. 36–39 Moscow, 1953*.

Fedotov, D. M.: Relations between *Eurygaster integriceps* and Phasiid Flies parasitic on the Bug and Phasiids as a Means of controlling it (Russ.). C. R. Acad. Sci. USSR (N. S.) 43, S. 134–136. Moscow, 1944*.

FAO Production Year Book 12. Rome, 1959.

Heckel, W.: Experimentell-ökologische Untersuchungen an *Trichogramma embryophagum* Hartig (Calc./Hym.) sowie am Ei des Kiefernspinners *Bupalus piniarius* L. (Lep.). Doktor-Dissertation, Nat. Wissenschaftl. Fak. Ludwig-Maximilians-Univ. München, 1959.

Herting, B.: Biologie der westpaläarktischen Raupenfliegen Dipt. Tachinidae. Mon. z. ang. Ent. Nr. 16, 1960.

Hibrawi, M.: Contribution à l'étude biologique et systematique de *Eurygaster integriceps* Put. en Syrie. Rev. Path. véget. Ent. agric. 27, S. 97–160, Paris 1930*.

Jahn, E.: *Chlorochroa pinicola* M. et R. Beitrag zur Morphologie und Lebensweise sowie zur Kenntnis des Lebensvereines von *Chlorochroa pinicola* M. et R. (Heteroptera Pentomidae). Z. angew. Ent. 29, S. 164–175, Berlin, 1942.

Kamenkova, K. V.: Some Peculiarities of the Biology of *Eurygaster integriceps* Put. in the Foothill Zone of the Krasnodar Territory (Russ.). Zool. Zh 1936, S. 1467–1474. Moscow, 1957*.

Khara-Murza, D. A.: The biological Control of the Pentatomid Bugs by using Poultry (Russ.). Bull. Plant Prot. 1940 (5), S. 76–78, Leningrad, 1941*.

Kiefer, J. J.: Hymenoptera Proctotrupoidea Scelionidae. Das Tierreich 48. Berlin und Leipzig 1926.

Lodos, N.: *Alophora (Phorantha) subcoleoptrata* L., a Parasite of *Eurygaster integriceps* new for Turkey (Türk.). Bull. Plant. Prot. (2), S. 23–26, Ankara, 1952*.

Manninger, G. A. und Manninger, G. A. jr.: Das Leben der Getreidewanze, die von ihr verursachten Schäden und Vorschläge über ihre Bekämpfung (Magyar.) Mezog. Kutat 6 (1), S. 1–35. Budapest, 1933*.

Meier, N. F.: Results of the Work of the Laboratory of biological Control at the Institute for Plant Protection (Russ.). Lenin Acad. agric. Sci. 1940, S. 121–124, Leningrad 1940 a*.

— Parasites hatched in USSR in 1938–1939 out of the Eggs of the Corn Bug *Eurygaster integriceps* Osch. (Russ.). Bull. Plant Prot. 1940 (3), S. 79–82, Leningrad, 1940 b*.

Pierce, W. D.: A New Interpretation of the Relationships of Temperature and Humidity to Insect Development. J. Ag. Res. 5, S. 1183–1191. 1916.

Polivanova, E. N.: Factors affecting the Abundance of Cereal Bugs (Pentatomidae) in the southern Grain-growing Regions of the European Part of the Soviet Union (Russ.). Dokl. Akad. Nauk USSR 112 (3), S. 538–541. Moscow, 1957*.

Pospelov, V. P.: Results of the Utilization of fungous, bacterial and virus Diseases as Control Measures against agricultural Pests. Summary of the scientific Research Work of the Institute of Plant Protection for the Year 1939 (Russ.). Lenin Acad. agric. Sci. Leningrad, 1940*.

— Microbiological Method of Controlling agricultural Pests (Russ.). Proc. Lenin Acad. agric. Sci. USSR 9 (7), S. 3–8. Moscow, 1944*.

Rubzov, I A.: On two Species of the Family Phasiidae (Diptera) parasitic on *Eurygaster integriceps* Put. (Hemiptera) (Russ.). Rev. Ent. USSR 28, S. 85–100, Leningrad, 1947*.
Scott, H.: An Entomological Tour in Kurdistan. Ent. Mon. Mag., 65, S. 69–82. London 1929*.
Shchepetil'nikova, V. A.: The Biology of *Microphanurus semistriatus* (Nees.), the Egg-parasite of the Corn-bug (*Eurygaster integriceps* Put.) (Russ.). Bull. Plant Prot. 1940, S. 89–92, Leningrad, 1940*.
Shelford, V. E.: An Experimental Investigation of the Relations of the Codling Moth to Weather and Climate. Illinois Nat. Hist. Survey. 26, S. 311–440. Urbana, 1927.
Sidorovnina, E. P.: On the Hibernation of the Egg-parasite of the Bug (Eurygaster integriceps Osh.), *Microphanurus semistriatus* (Nees.) (Russ.). Bull. Plant Prot. 1940, S. 183–184. Leningrad, 1940*.
Strogoya, G. M.: The morpho-physiological Condition of *Eurygaster integriceps* during the active Period of its Life. (Russ.). Dokl. Akad. Nauk USSR (N. S.) 73, S. 217–219, Moscow, 1950*.
Sweetman, H. L.: The Principles of Biological Control. Wm. C. Brown Co., Dubuque, Jowa, 1958.
Talhouk, A. S.: The Effect of Parathion Dusts on *Eurygaster integriceps* Put. (Hemipt.). Bull. ent. Res. 42, S. 375–377. London, 1951.
— Further Trials with Parathion Dusts against *Eurygaster integriceps* Put. (Hemiptera, Pentatomidae). Bull. ent. Res. 45, S. 495–500. London, 1954.
Tischler, W.: Zur Ökologie der wichtigsten in Deutschland an Getreide schädlichen Pentatomiden. I. Z. Morph. u. Ökol. Tiere, 34, S. 317–366. Berlin, 1938.
Tzitovich, I. K. et Snitko, Yu. S.: The Susceptibility of Phases of one Generation of *Eurygaster integriceps* Put. to Dichlorodiphenyltrichloroethane (Russ.). Dokl. Akad. Nauk USSR (N. S.) 70, S. 153–155. Moscow, 1950*.
UN Publication 58 – XVII-I. Statistical Yearbook 1958. New York, 1958.
Vassiliev, I. V.: *Eurygaster integriceps* Put., and new Methods of fighting it by aid of its parasites (Russ.). Entomological Works of the Scientific Committee. Ministry of Agric. St. Petersburg, 1913*.
Vodjdani, S.: Contribution à l'Etude des Punaises des Céréales et en particulier d'*Eurygaster integriceps* Put. (Hemiptera, Pentatomidae, Scutellerinae). Annales des Epiphyties, 1954, S. 105–160. Paris, 1954.
Watanabe, C.: On five Scelionid Egg-Parasites of some Pentatomid and Coreid Bugs from Shikoku, Japan (Hymenoptera : Proctotrupoidea). Trans. Shikoku Ent. Soc. Japan. 2, S. 17–26. Shikoku, 1951.
Webster, J. F.: Notes on the Oviposition Habits of *Eurygaster integriceps* in Northern Iraq. Rev. Applied Ent. (A) 17, S. 290. (1929).
Zwölfer, W.: Beiträge zur Kenntnis der Schädlingsfauna Kleinasiens. I. Untersuchungen zur Epidemiologie der Getreidewanze *Eurygaster integriceps* Put. (Hemipt. Het.). Z. ang. Ent. 17, S. 227–252. Berlin, 1930.
— Studien zur Ökologie und Epidemiologie der Insekten. 1. Die Kieferneule *Panolis flammea* Schiff. Z. ang. Ent. 17, S. 475–562. Berlin, 1931.
— Beiträge zur Kenntnis der Schädlingsfauna Kleinasiens. II. Über die Beziehungen der Getreidewanze *Eurygaster integriceps* Put. zu biotischen Umweltfaktoren. (Nebst Bemerkungen über deren praktische Verwertbarkeit.) Z. ang. Ent. 19, S. 161–187. Berlin, 1932 a.
— Methoden zur Regulierung von Temperatur und Luftfeuchtigkeit. Z. ang. Ent. 19, S. 497–513. Berlin, 1932 b.
— Studien zur Ökologie, insbesondere zur Bevölkerungslehre der Nonne, *Lymantria monacha* L. (Vermehrungspotential und Sterblichkeit der Entwicklungsstufen in ihren Beziehungen zu Temperatur und Luftfeuchtigkeit). Z. ang. Ent. 20, S. 1–50. Berlin, 1934.
— The Study and Control of the Sunn Pest. Report to the Government of Turkey. FAO Rept. No. 1059. Rome, 1959.

* Diese Arbeiten waren nur im Referat der Rev. Appl. Entom. Series (A) zugänglich.

Aus dem Institut für Pflanzenkrankheiten der Universität Bonn
Direktor: Prof. Dr. H. Braun

Populationsgenetische Untersuchungen an normalen und phosphorsäureester-resistenten Stämmen von *Tetranychus urticae* Koch[1, 2]

Von Volker Dittrich

Mit 10 Abbildungen

A. Einleitung und Problemstellung

Seit 1914, als Melander zum ersten Male auf die Erscheinung der Resistenzentwicklung von Insekten unter der Einwirkung von Insektiziden aufmerksam machte, entstand eine umfangreiche Literatur, die das Studium der Erscheinung „Insektizidresistenz" zum Gegenstand hat.

Die Gründe dafür waren zunächst ökonomischer Art: Schädlinge ließen sich nicht mehr in gewohnter Weise bekämpfen. Später jedoch traten die mit der Resistenzentwicklung verknüpften theoretischen Probleme deutlicher hervor und zogen das Interesse von Genetikern, Populationsgenetikern und Evolutionstheoretikern auf sich (Dobzhansky 1937).

Über das „Wie" der Resistenzentwicklung sind sich die verschiedenen Autoren durchweg einig (Beard 1952, Chang u. Crowell 1953, Hoffmann 1951): das verwendete Insektizid wirkt als „Sieb" und bringt die in der Population schon vor der Anwendung des selektionierenden Agens in geringer Frequenz vorhandenen R-Typen zur Fortpflanzung. Bei mehrmaliger Wiederholung des Vorganges entsteht eine resistente Population.

[1] Meinem hochverehrten Doktorvater, Herrn Prof. Dr. H. Braun, bin ich für die Arbeitsmöglichkeit in seinem Institut und für das Thema zu dieser Arbeit sehr zu Dank verpflichtet. Ich verdanke ihm nicht nur wohlwollende und stete Förderung meiner Arbeit und wissenschaftlichen Ausbildung, sondern ganz besonders auch großzügige menschliche Hilfe in allen Nöten.

Meinem Mentor, Herrn Dozenten Dr. Moericke, danke ich für vielfache Anregungen und Hilfe, die er mir zu jeder Zeit gab, und auch ihm möchte ich hiermit meinen Dank für die Freundschaft ausdrücken, die er mir gewährte.

Herrn Prof. Dr. Unterstenhöfer verdanke ich die Anregung zu dieser Arbeit und die jederzeit großzügige Hilfe bei der Lösung technischer Probleme.

Fräulein B. Wachsmuth half mir in dankenswerter Weise bei der Erstellung der Versuchsstämme und der Einarbeitung in die Versuchstechnik.

Schließlich gilt mein Dank Fräulein H. Schneiders für die Anfertigung der Fotografien.

[2] D 5.

Wenn die in diesem Zusammenhang unternommenen Experimente auch häufiger indirekt (s. o.) als direkt (Cavalli-Sforza und Lederberg 1956) diese Theorie stützen, so bestehen an ihrer Richtigkeit jedoch kaum Zweifel.

Dagegen finden sich in der Literatur widersprechende Angaben darüber, wie sich ein R-Stamm nach Aufhebung des Selektionszwanges durch das Gift verhält: ein Teil der Autoren berichtet von einem gleichbleibenden Resistenzgrad (Bruce u. Decker 1951 et al.), andere beobachteten einen Rückgang der Resistenz (King 1950, Pimentel et al. 1951).

Macht man den Resistenzrückgang zur Grundlage weiterer Überlegungen, so gelangt man leicht zu der Hypothese, die Resistenzeigenschaft besitze unter Einwirkung des Giftes einen positiven, bei seiner Abwesenheit jedoch einen negativen Selektionswert. Ist diese Annahme richtig, so muß sich die Resistenz beim Vergleich von N-Stämmen mit R-Stämmen als nachteilig im Sinne der allgemeinen Vitalität bemerkbar machen. Hoskins u. Gordon (1956) sprechen diese Annahme als allgemeine Vermutung aus; Crow (1957) dagegen beobachtete an seinem Drosophila-Stamm keine Reversion zum Normalstamm nach Aufhören der Giftwirkung und nimmt deshalb für seinen Fall an, die Resistenz entfalte für ihre Träger keine schädliche Wirkung.

Eine Reihe von Autoren stellte im Zusammenhang mit diesen Überlegungen Beobachtungen und Versuche an, um aus dem Verhalten von hochresistenten DDT-Fliegenstämmen bzw. dem Vergleich zwischen N- und R-Stämmen eine Vitalitätsminderung bei den R-Tieren nachzuweisen.

So beobachtete man (Maelzer u. Kirk 1953, Lichtward et al. 1955) eine offensichtlich verminderte Fruchtbarkeit von R-Stämmen, die diese in Gefahr brachte auszusterben.

Die experimentellen Vergleiche von N- und R-Fliegenstämmen verschiedener Herkünfte hinsichtlich der Lebensweise der Tiere verliefen dagegen alle negativ (Varzandeh et al. 1954, March u. Lewallen 1950, Pimentel et al. 1951) bis auf eine Ausnahme: die gegenüber N-Tieren verlängerte Larvalperiode von DDT-resistenten Stubenfliegen.

Da diese Untersuchungen an N- bzw. R-Stämmen verschiedener Herkunft erfolgten, waren sie zur Klärung obiger Zusammenhänge nur bedingt geeignet. Die Frage, ob die Resistenz einer Population gleichzeitig eine Einbuße an Vitalität mit sich bringt, muß an einem N-Stamm und einem aus diesem entwickelten R-Stamm untersucht werden, da nur so etwaige aus verschiedener Herkunft stammende Einflüsse auszuschalten sind.

Als einziger hat Grayson (1954) dieser Forderung entsprochen, indem er DDT-resistente und normale Schaben verglich. Dabei stellte er statistisch gesicherte Unterschiede in Fruchtbarkeit, Eigröße und Gewicht der Imagines fest. Damit war zum ersten Male in der zentralen, auf das Resistenzproblem ausgerichteten populationsgenetischen Frage, ob Resistenz unter normalen Umweltbedingungen für ihren Träger nachteilig ist, ein gesichertes Ergebnis erzielt. Als weiteren Beitrag zu dieser Frage habe ich die populationsgenetischen Verhältnisse in einerseits normalen, andrerseits gegenüber Phosphorsäureestern resistenten Stämmen von *Tetranychus urticae* Koch untersucht. Zunächst prüfte ich die Vitalität von N- und R- Stämmen unter den verschiedensten Gesichtspunkten und anschließend die Folgen, die sich daraus für das Verhalten der R-Population ergeben. Schließlich suchte ich die genetischen Grundlagen zu klären, auf welchen die Resistenz der letzteren beruht.

B. Material und Methoden

Erstes Erfordernis für die Versuche war eine genaue Überwachung aller Umweltfaktoren. Da Spinnmilben Pflanzenfresser sind, schloß sie in gleicher Weise die einwandfreie Anzucht der Versuchspflanzen wie der Versuchstiere ein. Hierfür bot das Institut für Pflanzenkrankheiten der Universität Bonn außerordentlich günstige Bedingungen. Die Anzucht der Versuchspflanzen erfolgte in einem klimatisierbaren Zuchtraum im Kellergeschoß des Institutes unter konstanten Bedingungen. Für die notwendige Lichtintensität sorgten insgesamt 56 Leuchtstoffröhren, die zu je acht in einem Lichtkasten vereinigt waren und durch die Kombination verschiedener Röhrentypen ein dem Tageslicht ähnliches Mischlicht ergaben. Die erzielte Lichtintensität in Höhe der Pflanzen betrug an allen Stellen der Versuchsfläche ca. 2000 Lux, die Belichtungsdauer 16 h. Die eingebaute Kühlanlage sicherte eine konstante Temperatur von 28 ± 1° C. Das Einblasen von Kaltluft sorgte gleichzeitig für Frischluftzufuhr, so daß sich eine gesonderte Ventilation erübrigte. Beheizt wurde der Raum weitgehend durch die Beleuchtungskörper, eine zusätzliche Wärmequelle bot ein automatisch gesteuerter elektrischer Heizkörper.

Ein Luftbefeuchter[2a] schuf eine Feuchtigkeit von 55–75 % R. L., die ebenfalls automatisch gesteuert wurde.

In diesem Versuchsraum ließen sich zu allen Jahreszeiten Pflanzen anziehen, die sich durch gute, gleichbleibende Beschaffenheit auszeichneten und als Versuchspflanzen wie Futterpflanzen für die Spinnmilben zur Verfügung standen.

Als Versuchspflanze diente *Phaseolus vulgaris*, Sorte Saxa, deren Saatgut immer von derselben Herkunft war.

Für die eigentlichen Versuche wurden Einzelpflanzen in Neunertöpfen angezogen. Ihr Haupttrieb wurde ausgegeizt, so daß sich die Primärblätter kräftig entwickelten. Als Futterpflanzen für die Zuchten erwiesen sich sechs Einzelpflanzen in einem Zwölfertopf als zweckmäßig. Die Versuchstiere waren ursprünglich von Prof. Dr. Dosse, Institut für Pflanzenschutz der Landw. Hochschule Hohenheim, dem Biologischen Institut der Farbenfabriken Bayer A. G. als „Freilandform" übergeben worden, wo sie fortan als „Normalstamm" gehalten wurden. Dort sind auch aus diesem alle hier erwähnten resistenten Stämme unter Verwendung von Systox selektioniert worden, wobei die gesamte Population der Giftwirkung ausgesetzt war.

Der Ausgangsstamm wurde vom 25. 9. 56 bis zum 20. 4. 58 22mal mit steigenden Systoxkonzentrationen behandelt und dann von mir als hochresistenter Stamm nach Bonn übernommen. Bei den ersten vier Behandlungen waren die befallenen Pflanzen nur leicht mit der Systoxlösung, bei den übrigen dagegen bis zur Tropfnässe besprüht worden. Die erste Spritzung erfolgte mit 0,005prozentiger, die letzte mit 0,2prozentiger Lösung (alle Angaben beziehen sich auf den Gehalt an reinem Wirkstoff). Der so entwickelte Stamm wird in der Folge als R I bezeichnet.

Er erhielt vom 8. 10. 58–19. 5. 59 weitere 15 Behandlungen mit Spritzkonzentrationen von 0,1 % und wurde am 30. 5. 58 unter der Bezeichnung R II nach Bonn übernommen.

R II wurde in Leverkusen noch zweimal mit 0,1prozentiger Lösung behandelt, um dann als R III vom 30. 7. 58 an in Bonn weitergezogen zu werden.

Die Zuchten der verschiedenen Stämme hielt ich unter Laborbedingungen (22–24° C, 30–40 % R. L.) und sechzehnstündiger Belichtung durch einen Lichtkasten mit zehn Leuchtstoffröhren. Die Lichtintensität betrug auch hier ca. 2000 Lux. Durch die günstigen Licht- und Umweltverhältnisse trat unter den Versuchstieren keine Umstimmung zu Winterformen auf (Lees 1953).

Die befallenen Pflanzen der Zucht befanden sich innerhalb eines oben offenen, mit Gaze bespannten Holzgestells, das ein seitliches Umkippen der Pflanzen und damit eine Abwanderung der Tiere durch eine „Brückenbildung" verhinderte. Die ganze Anordnung stand in einer flachen, wassergefüllten Blechwanne; durch Zugabe eines Netzmittels war die Oberflächenbespannung des Wassers verringert. Dieses „Wall-und-Graben-System" hat sich im Verein mit größter Sorgfalt beim Wechseln der Futterpflanzen (entblößte Arme, sofortiges Waschen nach Berühren der infestierten Pflanzen, Bedecken der aus der Zucht entfernten Pflanzenreste mit Wasser) als sicher wirkende Isolation erwiesen; unmittelbar neben der Zucht stehende Fangpflanzen *(Ipomea)* blieben befallsfrei.

Für die Temperaturversuche stand eine Klimakammer des Institutes zur Verfügung. Die Versuche über Entwicklungsdauer und Sterblichkeit während der Embryonal- und Jugend-

[2a] Marke „Defensor".

entwicklung wurden in den neu erstellten Klimaräumen des Botanischen Institutes der Universität durchgeführt, die äußerst genau einzuregulieren sind[3].

Von größter Wichtigkeit für die Charakterisierung der im Versuch verwendeten Tierstämme ist eine eindeutige Festlegung ihrer Abtötungsgeraden gegenüber dem Testmittel[4]. Hierzu führte ich an zwei verschiedenen Tagen mit jeweils neuem Ansatz der Lösungen je zwei Versuchsspritzungen durch. Bei vier bis fünf Konzentrationen standen mir also insgesamt sechzehn bis zwanzig prozentuale Abtötungswerte zur Verfügung, aus denen ich die Abtötungsgerade berechnete und zeichnete.

Die rechnerische Entwicklung einer Abtötungsgeraden aus diesen Werten geschah, nach zeichnerischer Überprüfung der erhaltenen Werte auf ihren gradlinigen Verlauf, nach der Finneyschen Probitanalyse (Finney 1952). Für die endgültige graphische Darstellung diente Wahrscheinlichkeitspapier (Ordinatenteilung: Gaußsches Integral, Abszissenteilung logarithmisch).

Für die Bestimmung der Abtötungsgeraden benutzte ich die von mir entwickelte Versuchstechnik mit Spinnmilben (Dittrich 1959). Die hier benutzten Käfige besaßen jedoch etwas größere Ausmaße: 40 und 32 mm Außen- und Innendurchmesser der formgebenden Plexi-Ringscheiben.

Abb. 1. Spritzgerät zur Bestimmung der Abtötungsgeraden

Bei der Spritzung wurde jedes der beiden Primärblätter der Versuchspflanze mit einem Käfig versehen, der 50–60 ausgewachsene, etwa zwei Tage alte Weibchen enthielt. Auf einer Pflanze wurden die Tiere beider Käfige mit der gleichen Spritzlösung behandelt.

Mit einem pneumatischen Kollektor (Dittrich 1959) wurden die Versuchstiere am Vorabend des Versuchstages in die Käfige gebracht; die genaue Zahl der lebenden Tiere stellte ich am nächsten Morgen unmittelbar vor dem Spritzen unter dem Binokular fest.

Abb. 1 zeigt die für den Spritzvorgang entwickelte Vorrichtung. Links sieht man das Sprühgefäß mit dem Druckluftschlauch, rechts das Abdeckschild mit dem beweglichen Schieber, die zusammen den auf das Bohnenblatt geklebten Käfig kragenartig umfassen und nur die Käfiggrundfläche dem Sprühstrahl aussetzen, das übrige Blatt aber abdecken. Auf diese Weise wird auch die Gaswirkung des Präparates auf die der Käfiggrundfläche beschränkt.

Mit Hilfe dieser Vorrichtung läßt sich weitgehende Konstanz der auf die Versuchsfläche abgegebenen Giftmenge erreichen. Diese ist bedingt durch:

1. gleichbleibende Entfernung und Lage der behandelten Fläche zur Spritzquelle,
2. gleiche Form der behandelten Fläche (kreisförmiger Käfig),
3. gleichen Spritzdruck (Druckluft auf 0,05 Atü reduziert),
4. gleiche Spritzdauer (10 sec.).

Unmittelbar nach dem Spritzen wurden die behandelten Pflanzen unter die konstanten Bedingungen des Anzuchtraumes (28° C, 55–75 % R. L.) gebracht. Nach 24 h zählte ich die überlebenden Tiere aus, wobei als „lebend" alle diejenigen gewertet wurden, die bei Berührung noch mit Bewegungen reagierten.

[3] Herrn Prof. Dr. Schumacher und Herrn Dr. Matthaei bin ich für die Arbeitsmöglichkeit in einer Kammer sehr zu Dank verpflichtet.

[4] Systox-Anwendungspräparat N 57643, 52,5 % Wirkstoffgehalt.

C. Experimenteller Teil

I. Vergleich biologischer Merkmale bei normalen und resistenten Stämmen

Für diese Versuche wählte ich eine möglichst hohe Luftfeuchtigkeit, die als belastender Faktor für Spinnmilben gilt (Linke 1953, Boudreaux 1958); auf diese Weise waren auch die mikroklimatischen Bedingungen auf der Blattunterseite der Versuchspflanzen am besten konstant zu halten (Gäumann 1951), was bei der Zirkulationsbehinderung der Luft durch den aufgeklebten – wenn auch durchlässigen – Käfig besonders wichtig war. Für die z. T. extrem hohen Temperaturen war die Überlegung bestimmend, daß Vitalitätsunterschiede zwischen beiden Stämmen im Extrembereich am deutlichsten hervortreten müßten. Die LD 50 gegenüber Systox lag für den R I-Stamm bei 0,15 %, für den N-Stamm bei 0,0006 %.

1. Die Eiablage bei unterschiedlichen Temperaturen

Dieser Versuch wurde bei 17 (Versuchsbeginn 23. 4. 59), 27 (25. 2. 59), 37 (1. 11. 58) und 43° (26. 11. 58) durchgeführt. Zu Versuchsbeginn entnahm ich den Zuchten weibliche Teliochrysales jeweils in doppelter Zahl der für den Versuch benötigten Tiere und überführte sie in Käfige. Am nächsten Morgen standen junge Weibchen zur Verfügung, die innerhalb von 12 h geschlüpft und so altersmäßig sehr einheitlich waren. Die Versuchspflanzen mit je einem Käfig auf jedem Primärblatt standen während der Versuchsdauer unter konstanten Bedin-

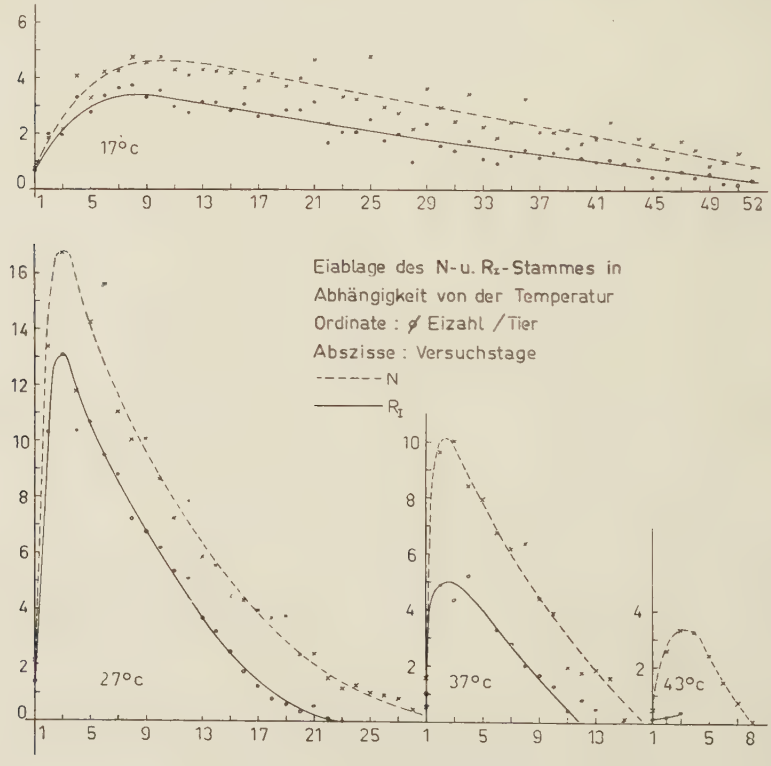


Abb. 2. Eiablage des N- und R I-Stammes bei hoher Luftfeuchte und variierten Temperaturen. Versuchsbeginn siehe Text

gungen in der Klimakammer (Belichtung durch Quecksilberhochdrucklampe, 2000 Lux, 16 h) und kamen zur Kontrolle in den Zuchtraum in 28° C, 55–75 % R.L. (Versuche bei 27, 37 und 43° C) bzw. ins Labor in 22–24° C, 30–40 % R. L. (Versuch bei 17° C).

Für die Pflanzen der Versuche bei 43 bzw. 37° C mußte eine Gewöhnungsspanne beim Überführen in die niedrigere Luftfeuchtigkeit eingehalten werden, die einschließlich der für Kontrolle und Entfernen der abgelegten Eier aus dem Käfig pro Tag benötigten Zeit im Durchschnitt 6,7 h betrug.

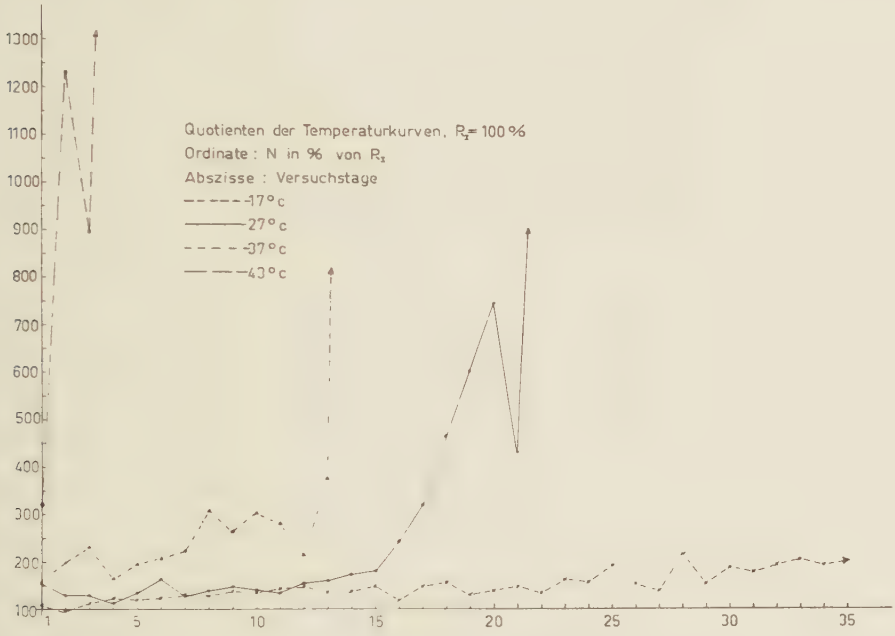


Abb. 3. Unterschiede der Eiablage des N- und R I-Stammes, dargestellt durch die Quotienten ihrer täglichen Eiablagewerte

Die Eiablage wurde täglich zur gleichen Zeit durch Zählen und Entfernen der abgelegten Eier aus dem geöffneten Käfig mit einem angefeuchteten Tuschpinsel kontrolliert.

Sobald eine Versuchspflanze Welke- bzw. Absterbeerscheinungen zeigte – bei den hohen Temperaturen alle zwei bis drei Tage – überführte ich die Versuchstiere mit dem Pinsel auf eine neue Versuchspflanze. Die Verluste durch Beschädigung blieben dabei minimal.

Für den N- und R I-Stamm kamen je fünf Pflanzen mit je zwei Käfigen in den Versuch; jeder Käfig wurde bei Versuchsbeginn mit ungefähr zehn Tieren besetzt.

Tabelle 1 zeigt die Ausgangszahl von Versuchstieren für jeden Versuch.

Tabelle 1

Zahl der Versuchstiere bei Beginn der Eiablageversuche

Versuchsbeginn	Temperatur	R	N
25. 11. 58	43°	118	118
31. 10. 58	37°	97	108
24. 2. 59	27°	138	129
22. 4. 59	17°	120	120

Die Zahl der je Tag und Käfig abgelegten Eier, die durch die Zahl der lebenden Weibchen dividiert ist, ergibt die durchschnittliche Eizahl je Tag und Tier. Diese Werte ergeben für die gesamte Lebensdauer die in Abb. 2

dargestellten Kurven. Sie sind frei durch die aufgetragenen Versuchswerte gezeichnet, da ihre statistische Berechnung nicht möglich war.

Fast allen Kurven gemeinsam ist ein steiler Anstieg zu einem Maximum und ein wesentlich flacherer Abfall zum Nullpunkt. Für die 27, 37 und 43°C-Kurve liegt das Maximum beider Stämme durchweg am dritten Versuchstag, also am vierten Lebenstag der Imago. Bei der 17°-Kurve ist das Maximum etwa auf den neunten Versuchstag hinausgeschoben, da die Lebensverhältnisse bei dieser Temperatur offenbar unterhalb des Optimums liegen. Die stärkere Streuung in diesem Temperaturbereich läßt sich dadurch erklären, daß die höhere Temperatur im Labor beim Zählen und Entfernen der Eier als Stimulans wirkte, das je nach Dauer stärker oder schwächer war. Bei 43° zeigt die Kurve des N-Stammes noch einen den niedrigeren Temperaturen ähnelnden Verlauf, während für die R I-Tiere offenbar die Grenze des Erträglichen überschritten ist und ihre Population praktisch zusammenbricht.

Abb. 3 veranschaulicht die Unterschiede der Eiablage zwischen N und R I als Quotienten N : R I.

Die Kurven zeigen, um wieviel die Eiablage der N-Tiere die der R-Tiere übersteigt. Die Werte schwanken gegen Versuchsende erheblich, da die Zahl der lebenden Tiere immer kleiner wird, und verlieren sich schließlich im Unendlichen, da die Lebensdauer der R-Tiere und mit ihr die Dauer der Eiablageperiode durchweg kürzer ist als die der N-Tiere. Bei 17 und 27° C ist die Eiproduktion der N-Tiere gegenüber der der R-Tiere um 1/3 bis 1/2 erhöht, bei 37° um das Doppelte bis Dreifache, und bei 43° legen praktisch nur noch N-Tiere Eier ab.

Abb. 4 zeigt die Absterberate der Versuchstiere im Verlauf der Eiablageversuche.

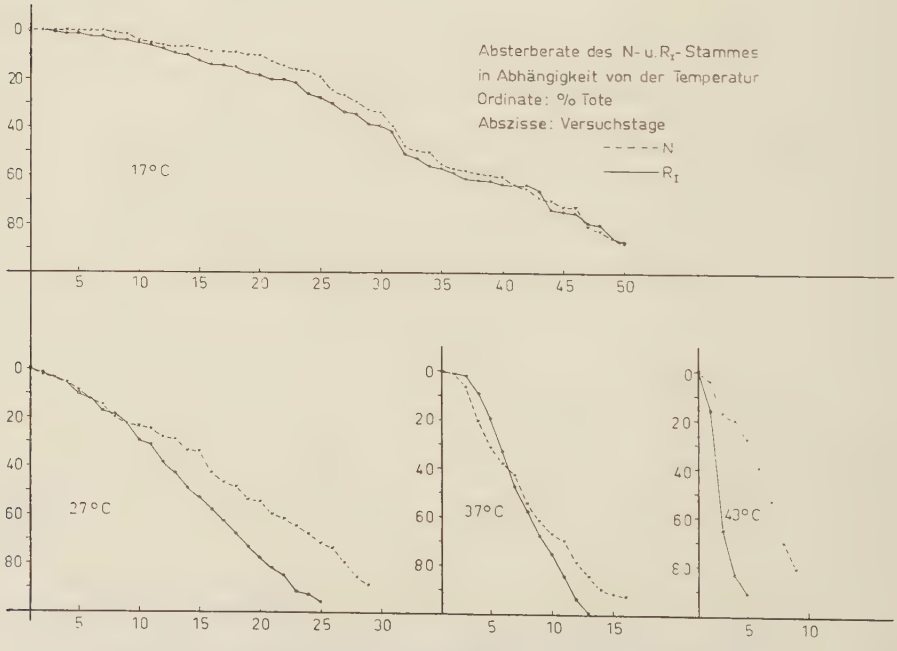


Abb. 4. Absterberate des N- und R I-Stammes bei hoher Luftfeuchte und variierten Temperaturen

2. Entwicklung vom Ei zur Imago bei verschiedenen Temperaturen

Die weitere Entwicklung der Eier des N- und R I-Stammes wurde bei 27, 30, 33, 34 und 36° C untersucht. Als Lichtquelle diente ein Satz von Leuchstoffröhren hinter einer Plexischeibe, der eine tageslichtähnliche Beleuchtung und eine Lichtintensität von ca. 2000 Lux in Pflanzenhöhe ergab. Für beide Stämme wurden wieder zehn Käfige, je zwei an einer Versuchspflanze, benutzt, in die je 100 erwachsene Weibchen zur Eiablage eingebracht wurden, um nach zwei bis vier Stunden entfernt zu werden. In der Zwischenzeit hatten sie ca. 75 Eier abgelegt; die geringere Eiablage der R-Tiere kommt in der längeren Zeitspanne zum Ausdruck, die sie im Vergleich zu den N-Tieren benötigen.

Die Gesamtzahl der Eier je Käfig reduzierte ich auf 50 je Käfig und setzte die Pflanzen anschließend in die Klimakammer. Nach fünf Tagen kontrollierte ich, wieviele Tiere sich aus den Eiern entwickelt hatten. Noch nicht geschlüpfte Teliochrysales wurden mitgezählt.

Im 36°-Versuch zeigte sich bei den Stämmen eine starke Hemmung der Entwicklung, so daß nach fünf Tagen die R I-Tiere entweder überhaupt nicht geschlüpft oder nur in ein frühes Entwicklungsstadium gelangt waren (Larve – Protonymphe).

Die N-Tiere hatten zur Zeit der Kontrolle großenteils ein späteres Entwicklungsstadium erreicht (Deutochrysalis – Imago).

Da der Versuch jedoch mit Rücksicht auf die stark angegriffenen Versuchspflanzen nach fünf Tagen abgebrochen werden mußte, sind der statistischen Berechnung des 36°-Versuchs auch die Zahlen der Entwicklungsstadien zugrunde gelegt.

In Tab. 2 sind die Ergebnisse der Versuchsreihe zusammengefaßt.

Die varianzanalytische Untersuchung ergab, daß zwischen den Käfigen eines Stammes keine signifikanten Unterschiede in der Zahl der Verluste während der Embryonal- und Jugendentwicklung bestanden; dieser Befund schließt das Vorhandensein eines Fehlers in der Methode weitgehend aus. Beim Vergleich der

Tabelle 2

Entwicklung vom Ei zur Imago bei verschiedenen Temperaturen, ausgedrückt in der Zahl der überlebenden Tiere

Versuchsbeginn	Temperatur	R I			N			R I : N
		Eizahl	geschlüpfte Imagines	Ei — Imago in %	Eizahl	geschlüpfte Imagines	Ei — Imago in %	
20. 1. 59	27° C	405	386	95	526	496	94	1 : 0,99
11. 2. 59		449	397	88	499	463	93	1 : 1,05
18. 2. 59	30°	399	223	56	498	328	66	1 : 1,18+
7. 4. 59		555	336	61	743	440	59	1 : 0,98
15. 4. 59	33°	745	445	60	741	507	68	1 : 1,15+
11. 3. 59	34°	481	282	59	496	368	74	1 : 1,27++
17. 3. 59	36°	788	141	18	799	256	32	1 : 1,79+++

beiden Stämme untereinander dagegen zeigten sich bei höheren Temperaturen, etwa von 34° C an, statistisch gesicherte Unterschiede zwischen beiden Stämmen: die N-Tiere erreichten in größerer Zahl das Imagostadium bzw. ein spätes Nymphen- oder Chrysalisstadium als die R-Tiere.

Diese Unterschiede wachsen mit zunehmender Temperatur, deren hemmende Wirkung auf die R I-Tiere also offenbar stärker ist als auf die N-Tiere, wie es schon bei der Eiablage beobachtet wurde.

3. Dauer der Individualentwicklung

Die Versuchsanordnung war die gleiche wie in der vorigen Versuchsreihe, die Ausgangszahl der Eier je Käfig 75, die Temperatur einheitlich 33° C. Der Versuch wurde im Abstand von acht Tagen wiederholt. Die Auswertung erfolgte nach fünf Tagen, wobei jeweils das Verhältnis Imagines zu noch nicht geschlüpften Teliochrysales bzw. Deutonymphen ermittelt wurde (Tabelle 3).

Tabelle 3

Stand der Entwicklung des R I- und N-Stammes nach fünf Tagen bei 33° C, 95% R. L. DN = Deutonymphe, TC = Teliochrysalis

Versuchsbeginn	Käfig	Eizahl	R I		N	
			Imagines	Stadien DN, TC	Imagines	Stadien DN, TC
	1	75	24	20	45	9
	2	75	34	16	41	5
	3	75	11	33	16	25
	4	75	22	22	26	4
7. 4. 59	5	75	12	18	48	0
	6	75	7	23	21	4
	7	75	33	11	36	3
	8	75	35	15	50	7
	9	75	–	–	41	8
	10	75	–	–	44	7
			178	158	368	72
	1	75	4	35	29	22
	2	75	6	44	19	24
	3	75	8	33	35	15
	4	75	11	37	23	23
15. 4. 59	5	75	4	41	46	7
	6	75	2	37	42	12
	7	75	5	43	42	12
	8	75	7	40	35	13
	9	75	7	42	43	12
	10	75	8	31	30	24
			62	383	344	164

In dem Verhältnis Imagines zu Stadien drückt sich der zeitliche Unterschied in der Entwicklung zwischen beiden Stämmen aus; die statistische Auswertung durch eine Zweimal-Zwei-Tafel ergab hoch signifikante Unterschiede ($P < 0{,}1\%$) im Verhältnis Imagines : Stadien zwischen R I und N. Die Annahme einer verlängerten Embryonal- und Jugendentwicklung des R I-Stammes gegenüber dem N-Stamm ist damit gesichert.

Eine zweite Versuchsreihe, die nach Abschluß der ersten unter den gleichen Bedingungen durchgeführt wurde, sollte Aufschluß über das Ausmaß der

Entwicklungsverzögerung geben. Der erste Versuch wurde nach genau fünf Tagen, der zweite nach fünf Tagen und 13 Stunden abgebrochen. Die Ergebnisse sind in Tabelle 3 a zusammengestellt.

Tabelle 3 a

Verzögerung in der Individualentwicklung der R I-Tiere gegenüber den N-Tieren bei 33° C, 95 % R. L.

Versuchsbeginn u. -dauer	Stamm	Eizahl	geschl. Tiere	Imagines	Stadien	% Imagines
15. 4. 59	RI	745	445	62	383	16
5 Tage	N	741	507	343	164	209
23. 4. 59	RI	971	580	408	172	237
5 T. 13 h	N	947	614	520	94	553

Wie aus der Tabelle hervorgeht, stimmt das Verhältnis Imagines : Stadien einerseits für den N-Stamm nach fünf Tagen, andrerseits für den R I-Stamm nach fünf Tagen und dreizehn Stunden annähernd überein. Die Verzögerung in der Entwicklung der R I-Tiere gegenüber den N-Tieren bewegt sich demnach unter den gegebenen Bedingungen in der Größenordnung eines halben Tages.

4. Widerstandsfähigkeit im Hungerversuch

Dieser Versuch wurde im Zuchtraum bei 28° C, 55–75 % R.L., einer Beleuchtungsstärke von ca. 2000 Lux und einer Belichtungsdauer von 16 h durchgeführt.

Die zu Beginn des Versuches zwei Tage alten weiblichen Versuchstiere (durchweg innerhalb von 12 h geschlüpft) wurden mit dem Kollektor in Käfige übertragen, die auf ein Stück Filterpapier aufgeklebt waren.

Jeder Käfig enthielt etwa 12 Tiere; nach 12, 24 und 36 h wurden die lebenden Tiere ausgezählt. Der Versuch wurde dreimal wiederholt. Tabelle 4 zeigt das Ergebnis.

Tabelle 4

R I- und N-Stamm im Hungerversuch bei 28° C, 55–75 % R. L. im Verlauf von 36 h. leb. = lebend, Abt. = Abtötung, Vers.-beg. = Versuchsbeginn

		0 h			12 h			24 h			36 h		
	Vers.-beg.	leb.	tot	% Abt.	leb.	tot	% Abt.	leb.	tot	% Abt.	leb.	tot	% Abt.
	1959												
	15. 4.	103	—		84	19		26	77		1	102	
R I	16. 4.	105	—		94	11		45	60		4	101	
	21. 4.	105	—		92	13		38	67		8	97	
	22. 4.	100	—		92	8		66	34		22	78	
		413	—		362	51	12	175	238	58	35	378	92
	1959												
	15. 4.	100	—		90	10		44	56		6	94	
N	16. 4.	99	—		93	6		64	35		9	90	
	21. 4.	96	—		95	1		62	34		20	76	
	22. 4.	101	—		95	6		87	14		52	49	
		396	—		373	23	6	257	139	35	87	309	78

Die statistische Auswertung mit dem χ^2-Test ergab keine signifikanten Unterschiede zwischen den Absterberaten der Einzelversuche für die Perioden 0–12, 12–24, 24–36 h. Sie konnten also zusammengefaßt und vergleichend mit dem χ^2-Test geprüft werden.

Schon nach 12 h ist die Absterberate der R I-Tiere doppelt so groß wie die der N-Tiere, steigt nach 24 h auf das $1^1/_2$-fache an und fällt nach 36 h auf einen Wert ab, der etwa um $^1/_5$ höher liegt als der entsprechende N-Wert. Die Unterschiede sind in jedem Fall hoch signifikant ($P < 0{,}1\%$). Demnach sind die N-Tiere gegenüber Nahrungsentzug widerstandsfähiger als R-Tiere.

5. Fraßintensität des Einzeltieres

Bei der Pflege der Zuchten meiner normalen und resistenten Spinnmilbenstämme beobachtete ich, daß frisch in die Zucht gestellte Futterpflanzen in der N-Zucht viel schneller zerstört waren als in der R-Zucht. Für diese Erscheinung gab es zwei Deutungsmöglichkeiten:

1. die höhere Vermehrungsrate der N-Tiere führte zu einem verstärkten Fraß,
2. das einzelne N-Tier besaß eine größere Fraßintensität.

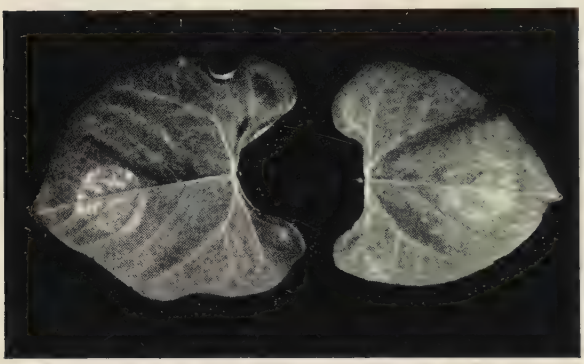


Abb. 5. Schadbild von je 15 normalen und resistenten Weibchen von *Tetranychus urticae* nach sechstägiger Fraßdauer an *Phaseolus*. Rechts: Fraß durch N-Tiere. Versuchsbeginn 18. 11. 59

Die Verwirklichung der ersten Möglichkeit leuchtet ohne weiteres ein. Um auch die zweite zu überprüfen, untersuchte ich das von einer konstanten Zahl von Spinnmilben verursachte Schadbild auf der Blattoberseite der Versuchspflanze über dem angeklebten kreisrunden Käfig. Dabei kam es darauf an, das Verhältnis Tierzahl zu verfügbarer Blattspreite (Käfiggrundfläche) so zu wählen, daß Unterschiede möglichst scharf sichtbar würden. Ein optisch deutliches Ergebnis stellte sich unter folgenden Bedingungen ein:

33° C, 95% R.L., 2000 Lux, 16 h Bel.-dauer, 15 etwa zwei- bis viertägige N- bzw. R III-Weibchen in je einem Käfig an jedem Primärblatt der gleichen Bohnenpflanze. Die abgelegten Eier wurden täglich mit dem Pinsel entfernt.

Abb. 5 zeigt das Versuchsergebnis am sechsten Tag. Tabelle 5 gibt über die tägliche Eiablage der fünfzehn N- und R III-Tiere während der sechs Versuchstage Aufschluß.

Die N-Tiere legten durchschnittlich 50–100% mehr Eier als die R III-Tiere. Den höheren Protein-Bedarf für die größere Eiablage decken die N-Tiere offenbar durch intensivere Fraßtätigkeit, die wiederum eine verstärkte Ausprägung des Schadbildes hervorruft.

Alle bisher beschriebenen Versuche ergaben, daß sich die gegen Phosphorsäureester hochresistenten Spinnmilbenstämme gegenüber dem N-Stamm in

Tabelle 5

Eiablage von 15 zwei- bis viertägigen R III- bzw. N-Weibchen bei 33° C, 95% R.L. im Verlauf von sechs Tagen

Datum	R III			N		
	Tierzahl	Eiablage	∅ je Tier	Tierzahl	Eiablage	∅ je Tier
1959						
18. 11.	15	128	8,5	15	182	12,1
19. 11.	15	93	6,2	15	152	10,1
20. 11.	15	113	7,5	15	181	12,1
21. 11.	15	73	4,9	15	178	11,9
22. 11.	15	91	6,1	15	155	10,4
23. 11.	15	74	4,9	15	132	8,8

verschiedenen biologischen Merkmalen unterschieden. Diese Unterschiede nehmen bei wachsender Belastung durch steigende Temperatur zu. Das legt die Frage nahe: wie verhalten sich Stämme unterschiedlicher Resistenz unter gleichen, belastenden Bedingungen?

6. Eiablage bei verschieden hohem R-Grad

Zu diesem Versuch dienten vier Stämme, deren unterschiedliche Resistenz durch die vier Abtötungsgeraden gegenüber Systox in Abb. 6 gekennzeichnet ist. Im übrigen waren Außen-

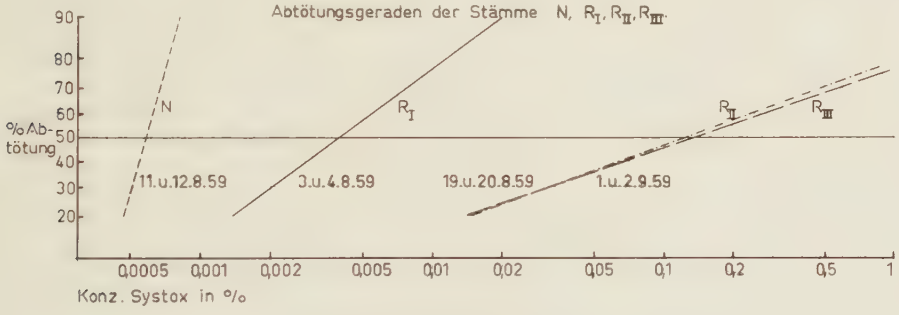


Abb. 6. Abtötungsgeraden unterschiedlich resistenter Spinnmilbenstämme

bedingungen und Technik dieser Versuchsreihe die gleichen wie bei I. 1) mit dem einzigen Unterschied, daß je Stamm 100 Tiere benutzt und eine längere Gewöhnungsspanne für die Pflanzen nicht eingehalten wurde.

Abb. 7 zeigt die Eiablagekurven der Stämme bei 37° und 95% R. L.

Die Kurven entsprechen weitgehend der unterschiedlichen Resistenz der vier Stämme: der Normalstamm hat die höchste Eiablage, die hochresistenten Stämme R II und R III legen die wenigsten Eier. Der R I-Stamm, dessen Abtötungsgerade eine Mittelstellung zwischen N-Stamm und R II-Stamm bzw. R III-Stamm einnimmt, liegt auch in der Eiablage zwischen ihnen. Sowenig sich R II und R III im R-Grad unterscheiden, so gering ist auch der Unterschied in der Legeleistung.

Diese enge Beziehung zwischen Resistenzgrad und Eiablage wird noch durch eine zufällige Feststellung unterstrichen. Im Verlauf der Selektionierung hatte R III zwei Systox-Spritzungen mehr erhalten als R II; dement-

sprechend war hier ein höherer R-Grad zu erwarten. Die erste Generation nach der letzten Selektionierung wurde im Eiablageversuch geprüft. Überraschenderweise stimmten R II und R III in der Zahl der abgelegten Eier weitgehend überein.

Damals waren die Abtötungsgeraden noch nicht bestimmt. Mit ihrer nachträglichen Bestimmung löste sich der scheinbare Widerspruch: die Geraden beider Stämme waren weitgehend identisch.

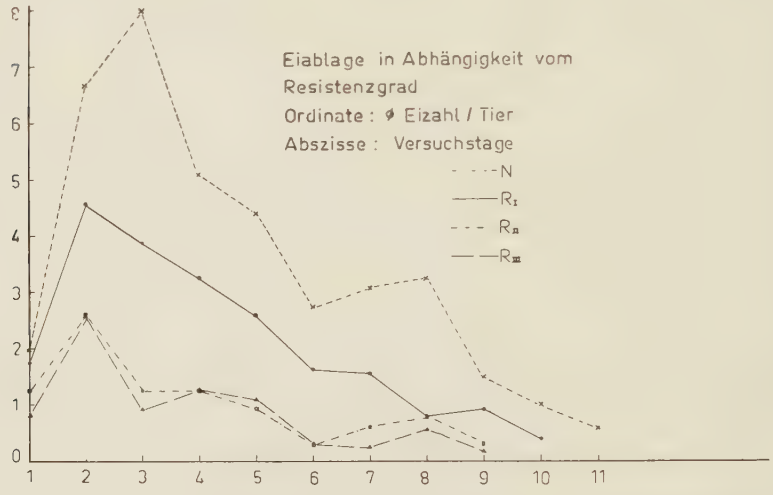


Abb. 7. Eiablage von Spinnmilbenstämmen unterschiedlichen Resistenzgrades, 37° C, 95 % R. L., Versuchsbeginn 25. 8. 59

7. Verschiebung im Geschlechterverhältnis

Im Laufe der Untersuchungen konnte ich immer wieder feststellen, daß in der N-Zucht weibliche Teliochrysales leicht, männliche Imagines schwer, in der R-Zucht dagegen erstere schwer und letztere leicht zu finden waren. Diese Erscheinung war so offensichtlich, daß ich meine Versuchsdurchführung danach richtete. Man kann daraus schließen, daß das Verhältnis Weibchen zu Männchen, das bei Normalstämmen zugunsten der Weibchen steht (Linke 1953), in der R-Zucht zugunsten der Männchen verschoben ist. Da bei *Tetranychus urticae* unbefruchtete Eier Männchen ergeben (Schrader 1923 et al.), ist zu vermuten, daß bei hochresistenten Männchen die Spermiogenese gestört ist bzw. die Spermien nicht befruchtungsfähig sind.

II. Verhalten eines resistenten Stammes unter erschwerten und normalen Umweltverhältnissen

Nunmehr war zu untersuchen, wie sich die bisher gefundenen Zusammenhänge populationsdynamisch auswirken. Insbesondere ging ich der Frage nach, wie sich eine resistente Population verhält, die über längere Zeit erschwerten Bedingungen (hohe Temperatur und Luftfeuchtigkeit) ausgesetzt ist, um so Aufschlüsse zu erhalten, ob und gegebenenfalls wie sich eine Rückkehr zum Normalzustand vollzieht.

Der R III-Stamm war am 24. 7. 59 zum letztenmal mit Systox selektioniert worden und wurde anschließend bis zum 31. 12. 59 unter Laborbedingungen gehalten (22–24° C, 30–40 % R. L., Bel.-Stärke 2000 Lux, Bel.-dauer 16 h). An Hand von 100 abgelegten Eiern ermittelte ich zunächst die Zeitspanne, die für die Entwicklung vom Ei bis zu Imago und der Ablage ihres ersten Eies verstreicht. Daraus errechnete sich eine mittlere Generationsdauer von 11,3 Tagen.

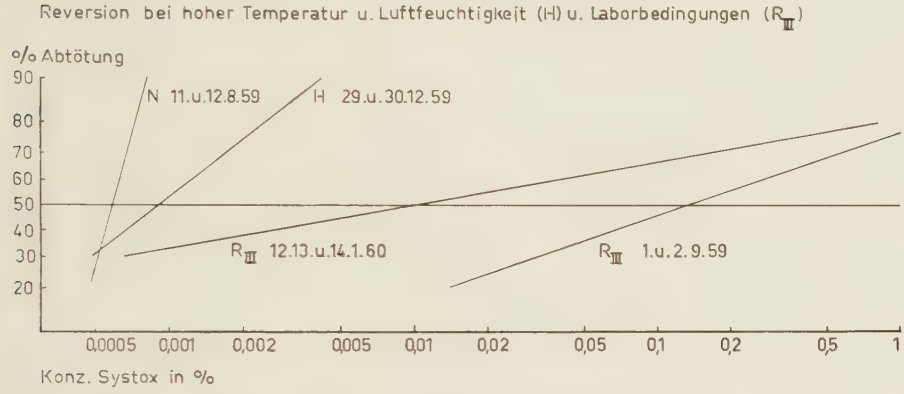


Abb. 8. Reversion bei hoher Temperatur und Luftfeuchtigkeit (H) und Laborbedingungen (R III). Zum Vergleich der resistente Ausgangsstamm R III (1. und 2. 9. 59) und der Normalstamm N

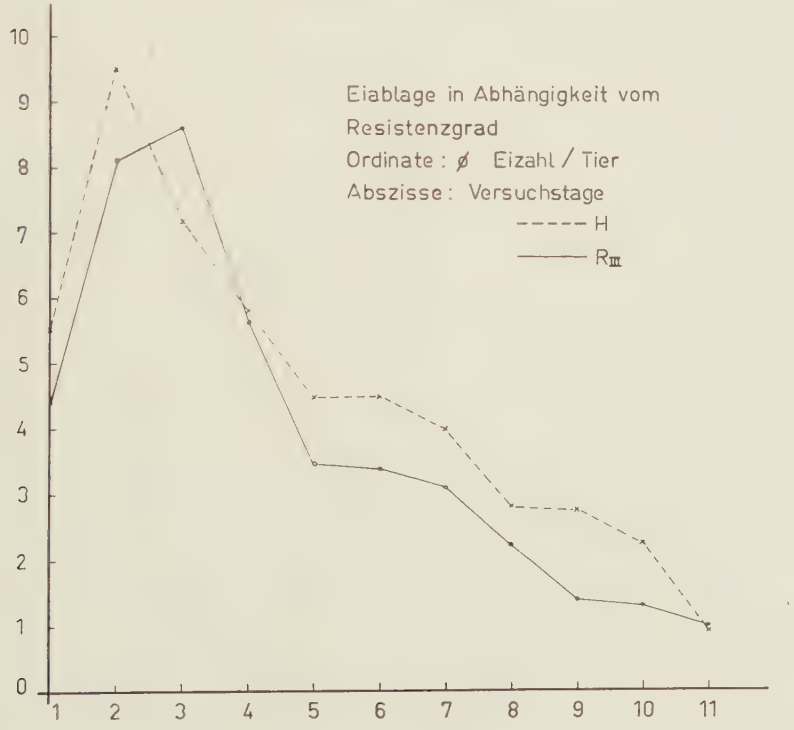


Abb. 9. Eiablage des H- und R III-Stammes bei 37° C, 95 % R. L., Versuchsbeginn 19. 1. 60

In der Zeit von Juli bis Dezember entwickelte der R III-Stamm unter Laborbedingungen 14,2 Generationen; gleichzeitig änderte sich sein Resistenzgrad vom ursprünglichen Zustand (Septemberbestimmung, mit einer im November wiederholten praktisch identisch) in den durch die Januar-Bestimmung gekennzeichneten Zustand (Abb. 8). In der LD 50 ist eine „Linksverschiebung" bei Verkleinerung des Winkels b eingetreten, beides Zeichen für einen Übergang der Population in den „heteroresistenten" Zustand (Saba 1960).

Vom R III-Stamm wurde der H-Stamm abgezweigt, der vom 1. 9. 59 bis 1. 12. 59 unter erschwerten Bedingungen in der Klimakammer bei 33° C, 95 % R. L., ca. 2000 Lux, Beldauer 16 h stand. Dabei wurde besonders darauf geachtet, daß die Futterpflanzen immer im besten Zustand waren, damit nicht zu geringes Nahrungsangebot zu einer weiteren Erschwerung der Lebensbedingungen führte. Während dieser drei Monate entwickelte der H-Stamm ebenfalls 14 Generationen, von denen jede nur 6,5 Tage zur Entwicklung benötigte.

Die Abtötungsgerade des H-Stammes zeigt ein völlig anderes Bild als die des R III-Stammes (Abb. 8); sie ist weit nach links verschoben und verläuft wieder wesentlich steiler. Sie nähert sich bereits sehr derjenigen des N-Stammes. Saba (1960) nennt dieses zweite Stadium der Reversion „retroresistent".

Unter hoher Temperatur und Luftfeuchtigkeit vollzieht sich also die Reversion eines resistenten Spinnmilbenstammes zum Normalstamm bei gleicher Generationenzahl schneller als unter Normalbedingungen.

Die Eiablage des H- und R III-Stammes wurde unter denselben Bedingungen untersucht, wie diejenige bei verschieden hohem Resistenzgrad (I. 6).

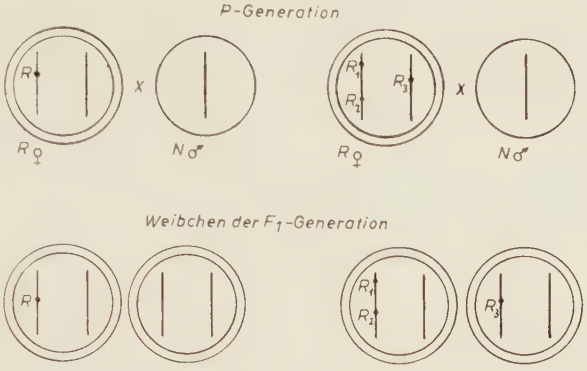
Wie Abb. 9 zeigt, sind wohl Unterschiede vorhanden, aber weniger eindeutig als im früheren Fall.

III. Die genetische Grundlage der hier untersuchten Resistenz

Die Beobachtungen über das Verhalten der von mir untersuchten Spinnmilbenpopulationen bei der Resistenzentwicklung und der Reversion zum Normalzustand legten es nahe, der genetischen Grundlage der Resistenz nachzugehen. Der übliche Weg dazu ist der Kreuzungsversuch mit anschließender Analyse der F 1 und F 2 auf Spaltverhältnisse.

Eine derartige Analyse der Resistenzeigenschaft wird jedoch durch das Fehlen entsprechender phänotypischer Unterscheidungsmerkmale für N- und R-Tiere erschwert. Infolgedessen können als Kriterium nur die Abtötungswerte durch das resistenzerzeugende Gift dienen. Ihre sichere Ermittlung begegnet versuchstechnisch erheblichen Schwierigkeiten, die durch modifikative Unterschiede der zu prüfenden Individuen noch vermehrt werden, so daß der Weg der einfachen genetischen Kreuzung sehr problematisch ist. Ich folgte deshalb der Versuchsmethode von Busvine (1953), der sie in etwas anderem Zusammenhang erstmalig benutzte. Crow schlug 1957 vor, sie zur Klärung der Frage „Polymerie oder Einzelfaktor" zu verwenden.

Sie besteht darin, R-Weibchen mit N-Männchen zu kreuzen und die daraus hervorgehende F-Generation einer milden Selektion bei etwa 50prozentiger Abtötung zu unterwerfen. Tritt bei Fortführung dieses Vorgangs über mehrere Generationen kein Rückgang der Resistenz ein, so muß diese durch einen einzelnen Faktor oder durch eine Koppelungsgruppe bewirkt sein. Geht die Resistenz dagegen zurück, so müssen mehrere Faktoren den Resistenzgrad bestimmen. Die folgenden, vereinfachenden Schemata mögen



diese Vorgänge verdeutlichen:

Das diploide Genom des Weibchens ist durch einen Doppelkreis und zwei Striche, das haploide des Männchens durch einen einfachen Kreis und einen Strich symbolisiert; die Striche bedeuten Chromosomen. Im ersten Beispiel ergibt die Kreuzung des R-Weibchens mit dem N-Männchen zwei Typen von Weibchen: die einen erhalten den R-Faktor und damit die gesamte Resistenz, die anderen sind N-Tiere ohne Resistenz.

Im zweiten Beispiel sind drei gleichwertige R-Gene angenommen. In der F 1 sind wiederum zwei Typen von Weibchen denkbar, solche mit zwei R-Faktoren und $^2/_3$ der Gesamtresistenz und solche mit einem R-Gen und $^1/_3$ der Gesamtresistenz.

Wird nun die F 1 einer Selektionierung mit etwa fünfzigprozentiger Abtötung unterzogen, so bleiben im ersten Fall die Tiere mit dem einen R-Faktor und der Gesamtresistenz, im zweiten die Tiere mit den beiden R-Faktoren und $^2/_3$ der Gesamtresistenz übrig. Bei einer größeren Zahl von R-Faktoren und der diploiden Chromosomenzahl sechs für *Tetranychus urticae* ist dieser Vorgang sinngemäß mehrmals wiederholbar, und bei jeder neuen Einkreuzung von N-Männchen, verbunden mit einer Selektionierung bei etwa fünfzigprozentiger Abtötung, müßte sich eine Senkung des R-Grades ergeben, wenn Polymerie vorläge.

Für die Kreuzungen RR × N benutzte ich weibliche Teliochrysales, die ich mit dem Pinsel in Käfige überführte und denen ich mit dem Kollektor die gleiche Zahl Männchen zugab. Unmittelbar nach dem Schlüpfakt kopulierten die wartenden Männchen mit den jungen Weibchen; aus deren Eiern entwickelte sich die F I der Kreuzung RR × N.

Dieses Vorgehen ist zulässig, wenn man annimmt, daß weibliche Teliochrysales auf jeden Fall unbefruchtet sind. Schrader (1923) und zahlreiche andere Autoren geben an, aus den Eiern unbefruchteter Weibchen von *Tetranychus urticae* immer nur Männchen erhalten zu haben. Gasser (1951) hingegen behauptet, weibliche Deutonymphen besäßen schon weitgehend ausgebildete Genitalorgane, insbesondere ein Receptaculum seminis; daher könne eine Kopulation von weiblichen Deutonymphen mit Männchen stattfinden. Er hat solche Kopulationen beobachtet und gibt an, daß so befruchtete Deutonymphen sich zu Weibchen entwickelten, die befruchtete Eier ablegten, auch wenn sie nach dem Schlüpfakt keine Gelegenheit zur Kopulation gehabt hatten.

Eine Kopulation von weiblichen Deutonymphen und geschlechtsreifen Männchen habe ich bei meinen Versuchen nie beobachtet; deshalb überprüfte ich experimentell die gegensätzlichen Befunde, um für die beschriebene Kreuzungsmethode eine gesicherte Grundlage zu besitzen.

In einer Reihe von Käfigen wurden männliche Spinnmilben isoliert und nach ein bis drei Tagen jeweils 20–30 weibliche Deutonymphen mit dem Kollektor hinzugegeben. Das Verhältnis Männchen zu weiblichen Deutonymphen betrug in jedem Käfig etwa $1^1/_2$ zu 1. So-

bald die Deutonymphen in das Teliochrysalis-Stadium übergegangen waren, wurden sie mit dem Pinsel in frisch vorbereitete Käfige überführt und hier drei Tage belassen. Anschließend entfernte ich die Weibchen aus den Käfigen, um eine zu große Eiablage zu verhindern und damit eine übermäßige Zerstörung der Blattfläche zu vermeiden. Das Ergebnis ist in Tabelle 6 zusammengestellt.

Tabelle 6

Zahl der männlichen Nachkommen von Weibchen, die als Deutonymphen Kopulationsmöglichkeit hatten. Versuchsbeginn 4. 4. 58, isol. Chrys. = isolierte Chrysales, geschl.-Weib. = geschlüpfte Weibchen

Käfig Nr.	isol. Chrys.	geschl. Weib.	Nachkommen
1	25	18	103
2	25	18	118
3	26	14	76
4	25	20	26
5	25	24	131
6	25	11	88
7	28	19	110
8	25	24	105
9	18	13	40
10	32	22	82
11	32	24	102
12	29	22	107
13	20	15	63
14	31	24	119
	366	268	1270

Nach Übertragung von 366 Chrysales in die Versuchskäfige erzeugten 268 geschlüpfte Weibchen in drei Tagen eine Nachkommenschaft von 1270 Individuen, und zwar ausschließlich Männchen.

In Übereinstimmung mit SCHRADER u. a. war es mir auf Grund dieses Ergebnisses nicht möglich, die Angaben GASSERS zu bestätigen. Das Versuchsergebnis rechtfertigt daher die Durchführung des Kreuzungsversuches in der beschriebenen Weise.

Zunächst wurden dabei R III- Weibchen mit N-Männchen gekreuzt (Abtötungsgeraden s. Abb. 10) und anschließend eine Reihe von F-Generationen herangezogen, deren Abtö-

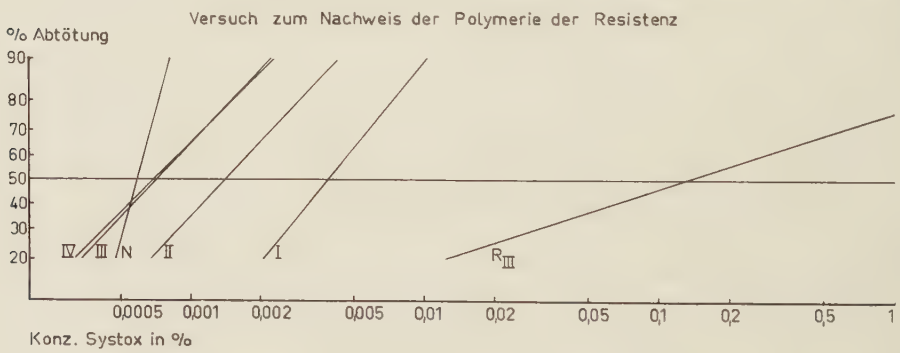


Abb. 10. Versuch zum Nachweis der Polymerie der Resistenz. Zur Kreuzung benutzte Ausgangsstämme: R III und N I, II, III und IV. F-Generationen aus der Rückkreuzung mit dem normalen Elter (Männchen) bei gleichzeitiger milder Selektion

tungsgeraden in I, II, III und IV dargestellt sind. Bei I, II und III erfolgte eine Rückkreuzung mit dem N-Elter (Männchen) unter gleichzeitiger Selektionierung der befruchteten Weibchen.

Im einzelnen liefen diese Vorgänge folgendermaßen ab: von N-Männchen befruchtete Weibchen der F 1 (Abtötungsgerade I) wurden mit einer vorher ermittelten Konzentration gespritzt, die einer fünfzigprozentigen Abtötung entsprach; nach 24 h übertrug ich die überlebenden Tiere auf neue Pflanzen. Aus den Eiern dieser Weibchen entwickelte sich die F 2 (Abtötungsgerade II), die zur besseren Vermehrung der Population unbehandelt blieb. Die folgende Generation (F 3) wurde, wie schon geschildert, als zweite mit dem N-Stamm rückgekreuzt und selektioniert; die Abtötungsgerade der daraus hervorgehenden F 4 ist III. Auch die F 4 blieb als Vermehrungsgeneration unbehandelt; dagegen erfolgten bei der F 5 die Kreuzung und Selektionierung in der üblichen Weise. An der daraus hervorgehenden F 6 bestimmte ich abschließend wiederum die Abtötungsgerade (IV).

Die Bestimmung der Abtötungsgeraden wurde für R III am 17. und 18. 11. 59, I am 8., 9. und 10. 12. 59, II am 22. 12. 59, III am 20. 1. 60, IV am 9. und 10. 2. 60 und N am 11. und 12. 8. 59 durchgeführt. Sie erfolgte bei den Geraden I und IV durch zwei Spritzungen mit je zwei Wiederholungen in fünf bzw. vier Konzentrationen. Die Abtötungswerte sind auf Grund der Abottschen Formel korrigiert. Die Geraden II und III sind wegen Mangels an Versuchstieren aus einer Spritzung mit zwei Wiederholungen für jede der vier Konzentrationen entwickelt. Für jede der Rückkreuzungen wurden 660 R-Teliochrysales und 600 N-Männchen verwandt.

Tabelle 7 gibt einen Überblick über die Abtötungsprozente, die bei der Selektionierung der drei Generationen mit einer vorher ermittelten Systox-Konzentration erreicht wurden, die einer fünfzigprozentigen Abtötung entsprach.

Tabelle 7

Erzielte Abtötungsprozente bei Spritzung der Kreuzungen I-III mit der vorher ermittelten LD 50

Kafig	Abtötungsprozente		
	I	II	III
1	38	50	53
2	47	52	43
3	52	47	50
4	38	46	46
5	32	45	43
6	15	44	50
7	47	46	
8	41	52	
9	17		
Dat.:	12. 12. 59	6. 1. 60	29. 1. 60

Aus Abb. 10 geht hervor, daß sich die F 1 der Kreuzung R III-Weibchen × N-Männchen in ihrer Abtötungsgeraden intermediär zwischen den beiden P-Rassen verhält, sowohl bezüglich der LD 50 als auch des Winkels b. Mit jeder Einkreuzung von N-Männchen bei gleichzeitiger Selektionierung der befruchteten Weibchen sinkt die LD 50 der folgenden Generation ab, d. h. die Abtötungsgerade rückt bei praktisch gleichbleibendem Winkel b nach links. Diese „Linksverschiebung" ist bei der ersten Behandlung groß (I–II), bei der zweiten kleiner (II–III) und bei der dritten praktisch gleich Null. Bei letzterer sind also so gut wie keine R-Gene mehr aus dem Genom herauszuspalten. Die Abtötungsgerade IV hat sich schon weitgehend der von N angeglichen, lediglich im Winkel b unterscheiden sich beide noch. Dieses Ergebnis läßt auf die oben aufgeworfene Frage nur eine Antwort zu: für die

Restistenz kann nicht ein einzelner Faktor maßgebend sein. Im vorliegenden Falle liegt also für das Merkmal „Resistenz" Polymerie vor.

D. Diskussion

Zwischen normalen und aus ihnen entwickelten phosphorsäureester-resistenten Spinnmilbenstämmen konnte ich beträchtliche Vitalitätsunterschiede feststellen. Diese Befunde stimmen mit den von Grayson (1954) an *Blattella germanica* im Zusammenhang mit DDT-Resistenz gefundenen Ergebnissen überein.

Überraschend ist die offensichtliche Vergrößerung der Unterschiede zwischen N- und R-Tieren bei wachsender äußerer Belastung durch erhöhte Temperatur und Luftfeuchtigkeit. Offenbar mindert Resistenz die Vitalität der Tiere, und zwar um so stärker, je höher die äußeren Anforderungen an den Organismus sind.

Hier liegt die Frage nahe, ob die Vitalitätsminderung in unmittelbarer quantitativer Beziehung zum Resistenzzustand steht, oder, genetisch ausgedrückt, ob die R-Gene selbst für die Vitalitätsminderung verantwortlich sind.

Die Korrelation der Eiablage mit dem R-Grad beantwortet diese Frage zunächst im positiven Sinne, und im Verlauf der Diskussion werden noch weitere Gründe anzuführen sein, die für diese Deutung sprechen.

Bei der Entwicklung eines N-Stammes zum R-Stamm wirkt das benutzte Gift (Systox) als scharf selektionierender Umweltfaktor auf die Population ein und bevorteilt eindeutig die R-Typen, die in diesem Falle gegenüber den N-Typen den Selektionsvorteil besitzen. Der Umweltfaktor „Gift" ist dabei so beherrschend, daß die mit der R-Eigenschaft verbundene Vitalitätsminderung für die Population weitgehend gegenstandslos wird. Nur das Vorhandensein der R-Gene in der Population schützt diese vor dem Aussterben: unter der Giftwirkung besitzen die R-Gene trotz ihrer vitalitätsmindernden Eigenschaften einen positiven Selektionswert.

Nach Aufhebung der Giftwirkung und damit des Selektionszwanges kehren sich die Verhältnisse um.

Nunmehr stellen die R-Gene einen negativen Selektionswert dar, und die weniger resistenten Typen in der Population genießen den Selektionsvorteil, weil sie den R-Typen in der Vitalität überlegen sind und sich stärker vermehren können. Die Population kehrt damit mehr und mehr zum Normalzustand zurück.

Im einzelnen muß dieser Vorgang in der Weise ablaufen, daß durch die Kreuzbefruchtung aller Individuen in der Population ein Spektrum von „normalen", „resistenten" und „hochresistenten" Individuen entsteht. Theoretisch könnte bei den „hochresistenten" Individuen Homozygotie – wenigstens eines Teils der normalerweise heterozygot im Genom verteilten R-Gene – eintreten. Tatsächlich möchte ich aber auf Grund der beträchtlichen Vitalitätseinbußen, die meine R-Stämme schon im heterozygoten Zustand zeigen, diese Möglichkeit stark in Zweifel ziehen. Unter diesen Umständen ist auch die Entwicklung eines superresistenten Stammes, in dem Homozygotie der R-Eigenschaft verwirklicht sein soll, undenkbar.

Diese Vorstellungen finden auch darin ihre Bestätigung, daß der R-Zu-

stand, wie er durch die Gerade R III vom November 1959 (Abb. 10) bzw. die Geraden R II und R III vom August und September 1959 (Abb. 6) dargestellt ist, für meinen Spinnmilbenstamm offenbar das Maximum der zu erreichenden Resistenz ist, da eine weitere Selektionierung keine Steigerung des R-Grades mehr ergab. Es tritt offenbar ein Gleichgewicht ein zwischen der „nützlichen" Wirkung der R-Gene, die den Stamm vor der Giftwirkung schützen, und der „schädlichen" Wirkung, die in einer starken Vitalitätsminderung besteht. Diese Erscheinung wurde auch von HOSKINS und GORDON (1956) bei Stubenfliegen erwähnt; auch sie wiesen darauf hin, daß der Zustand der Superresistenz bei Stubenfliegen nicht bekannt sei.

Reversionserscheinungen in der R-Population zeigten sich in meinen Versuchen zunächst in einer „Linksverschiebung" der Abtötungsgeraden, d. h. in einer Verminderung der LD 50, und in einer Verkleinerung des Winkels b. Dieser „heteroresistente" Zustand (SABA 1960) läßt sich dadurch erklären, daß die hochresistenten Typen offenbar von vornherein wegen ihrer zu geringen Lebensfähigkeit ausfallen. Ein Teil der R-Typen vermag sich zunächst noch in der Population zu halten, während der Anteil der herausspaltenden N-Typen immer größer wird. Im Laufe der Zeit verschwinden auch die noch vorhandenen, in ihrer Vitalität geminderten R-Typen, die Abtötungsgerade wird wieder steiler, der Winkel b größer (Abb. 8, H). Damit ist das Reversionsstadium der „Retroresistenz" (SABA 1960) erreicht. Der Vorgang der Reversion erinnert äußerlich stark an das Abklingen einer Dauermodifikation, jedoch spricht besonders der die Resistenz verursachende Selektionsvorgang neben anderen Gründen für eine chromosomale Deutung der Resistenzerscheinung.

Die Reversion zum Normalzustand müßte auch in einem Wiederansteigen der Vitalität ihren Ausdruck finden, wie es Abb. 9 tatsächlich andeutet. Um diese Verhältnisse jedoch einwandfrei zu klären, wäre es nötig, die Reaktionen eines Stammes durch alle Stadien der Reversion kontinuierlich zu prüfen.

Man könnte einwenden, die verminderte Vitalität der R-Populationen beruhe nur auf einem Inzuchteffekt, zumal Beobachtungen über aussterbende R-Stämme (MAELZER und KIRK 1953, LICHTWARD et. al. 1955) in diesem Sinne gedeutet werden können. Da aber bei der Reversion die in der Population durch Kreuzung entstehenden „normalen" und „resistenten" Individuen untereinander fruchtbar sind, müßten die vitalitätsmindernden Faktoren in „N-" und „R-Tieren" zu finden sein. Da der Selektionsvorteil der N-Tiere damit wegfallen und die Population im R-Zustand verharren müßte, ließe sich unter diesen Umständen die Reversion zum Normalzustand nicht erklären. Deshalb ist kaum daran zu zweifeln, daß die R-Faktoren vitalitätsmindernd wirken.

Daß der Reversionsvorgang unter Normalbedingungen viel langsamer verläuft als das „Resistentwerden" bei der Selektionierung, läßt sich daraus erklären, daß bei der R-Entwicklung der Selektionsdruck durch das Gift auf die Normaltiere viel stärker ist als der normaler Umweltbedingungen auf die R-Tiere bei der Reversion. Beide Vorgänge lassen sich erst dann annähernd vergleichen, wenn bei der Reversion der Selektionsdruck ebenfalls erhöht wird. Diese Bedingung ist in dem in Abbildung 8 dargestellten Versuch erfüllt. Während sich der Stamm R III unter Laborbedingungen nach 14 Generationen noch im heteroresistenten Stadium befand, war er unter hoher Temperatur und Luftfeuchtigkeit nach ebenfalls 14 Generationen zum retroresistenten H-Stamm geworden. Die Beschleunigung des Reversions-

vorganges bei erhöhtem Selektionsdruck durch die Umweltbedingungen ist damit bewiesen.

Die hier ausführlich diskutierten Verhältnisse bei der R-Entwicklung und bei der Reversion sind nur unter der Annahme von Polymerie der R-Eigenschaft wahrscheinlich, d. h. durch die Anwesenheit einer Reihe heterozygot im Genom verteilter Einzelfaktoren, die zusammen den R-Zustand des Individuums bewirken. Der in Abb. 10 dargestellte Versuch zum experimentellen Nachweis der Polymerie ist eigentlich nichts anderes als der durch Kreuzung und Selektion künstlich außerordentlich beschleunigte Reversionsvorgang. Der Rückgang der Resistenz von I auf II, also von der ersten Einkreuzung von N-Männchen verbunden mit leichter Selektion bis zur zweiten, ist noch verhältnismäßig groß; von II auf III wird er geringer, und bei III auf IV sinkt die LD 50 praktisch nicht mehr weiter ab.

Inwiefern die angewendete Methode Auskunft geben kann über andere populationsgenetische Fragen, die sich hier erheben, kann noch nicht beurteilt werden; die Tatsache der Polymerie scheint mir anhand der in Abb. 10 gezeigten Ergebnisse endgültig bestätigt.

Meine Ergebnisse stehen damit im Gegensatz zu einer Veröffentlichung von Taylor und Smith (1956), die für die Resistenz ihrer Spinnmilbenstämme (*Tetranychus cinnabarinus* und *Tetr. telarius*) einen einzelnen Faktor verantwortlich machen.

Es liegt nahe, analog den hier in Laborversuchen gewonnenen Erkenntnissen auch die Verhältnisse im Freiland zu betrachten. Dabei scheint mir von besonderer Bedeutung zu sein, daß N-Tiere extreme Temperaturen noch überstehen können, die für die R-Typen nicht mehr erträglich sind. Perioden extremer Temperaturbedingungen, wie sie in heißen und trockenen Sommern auftreten, müßten die hochresistenten Typen, etwa aus einer resistenten Spinnmilbenpopulation im Hopfenbau, entscheidend schädigen. Bei längerer Einwirkung müßten auch die Tiere von niedrigerem R-Grad stark in Mitleidenschaft gezogen werden, so daß sich schließlich ein neues Gleichgewicht zwischen Umweltbedingungen und Population in Gestalt eines erniedrigten R-Grades einstellen müßte. Vermutlich ist bei anderen mehr oder weniger extremen Umweltfaktoren mit ähnlichen Wirkungen zu rechnen. Der im Freiland erreichbare Resistenzgrad einer Population müßte demnach abhängig sein von der Stärke der Selektionierung und den jeweils herrschenden Umweltbedingungen.

Für die Richtigkeit dieser Überlegungen sprechen Beobachtungen aus den Obstanbaugebieten von Südtirol und Oberitalien[5]. Hier waren gegenüber Systox hochresistent gewordene Spinnmilbenpopulationen im nächsten Jahr durch das Insektizid wieder beherrschbar. Das wird verständlich, wenn extreme Verhältnisse im Spätsommer (Hitze, Nahrungsmangel) bzw. während des Winters und Frühjahrs analog den hier untersuchten Bedingungen nur die vitalsten Individuen in die neue Vegetationsperiode hinübergelangen lassen. Das aber sind die N-Tiere, die gegenüber dem Insektizid anfällig sind. Da in diesen überlebenden Tieren R-Gene noch relativ häufig sind, wird die im Frühjahr neu entstehende Population unter der Einwirkung regelmäßiger Spritzungen sehr rasch wieder zu dem alten R-Grad zurückkehren, wie es tatsächlich im Freiland und im Laborversuch zu beobachten ist (Perry und Hoskins 1951, Keiding 1956).

[5] Prof. Dr. Unterstenhöfer, mündlich.

Zusammenfassung

Ein gegenüber Phosphorsäureestern normal reagierender und mehrere aus ihm durch Behandlung mit Systox selektionierte resistente Spinnmilbenstämme (*Tetranychus urticae* Koch) wurden auf ihr Verhalten unter normalen und belastenden Umweltbedingungen (erhöhte Temperatur und Luftfeuchte) untersucht.

I

1. Mit zunehmender Temperatur geht die Eiablage der R-Tiere stärker zurück als die der N-Tiere. Bei 43° C legen praktisch nur noch N-Tiere Eier ab.
2. N-Tiere durchlaufen Embryonal- und Jugendentwicklung bei höheren Temperaturen (34, 36°) mit geringeren Verlusten als R-Tiere.
3. Die Dauer der Embryonal- und Jugendentwicklung ist beim N-Stamm signifikant kürzer als beim R-Stamm.
4. Gegenüber Nahrungsentzug sind N-Tiere signifikant widerstandsfähiger als R-Tiere.
5. Wie das Schadbild zeigt, ist die Fraßintensität des N-Einzeltieres größer als die des R-Einzeltieres. Die höhere Eiablage des ersteren ist offenbar die Ursache der stärkeren Schädigung der Wirtspflanze.
6. Die Höhe der Eiablage steht in enger Beziehung zum R-Grad. N-Tiere zeigen die höchste Legeleistung, die bei steigendem R-Grad zurückgeht.
7. In R-Zuchten ist das Geschlechterverhältnis vermutlich infolge Störungen bei der Spermiogenese der R-Männchen zugunsten der letzteren verschoben.

II

Unter normalen bzw. belastenden Bedingungen (erhöhte Temperatur und Luftfeuchte) zeigte die R-Population unter ersteren eine langsame bzw. unter letzteren eine schnelle Reversion zum Normalzustand.

III

Kreuzung von R-Weibchen mit N-Männchen bei gleichzeitiger milder Selektion ergab in der Nachkommenschaft abnehmende Resistenz, die im Sinne der Polymerie-Hypothese gedeutet wird. Aus der Polymerie der R-Gene und ihrer vitalitätsmindernden Wirkung läßt sich der Reversionsvorgang zum Normalzustand in der untersuchten Population zwanglos erklären. Der erreichbare R-Grad hängt von der Art der Selektionierung und von den Umweltverhältnissen ab und wird deshalb im Freiland insbesondere durch extreme Umweltbedingungen begrenzt. Beobachtungen der Praxis, daß resistente Populationen sich plötzlich wieder gegenüber dem Insektizid „normal" verhalten, stehen im Einklang mit dieser Deutung.

Summary

The behaviour of a normal (N) strain of red spider, *Tetranychus urticae* Koch, and several strains (R) selected with Systox was studied under normal

and abnormal conditions (high temperature and humidity). 1. With rising temperature, the egg laying of the R individuals falls off more strongly than that of N individuals; at 43° C, almost only the N individuals still oviposit. 2. At high temperatures (34, 36° C), N individuals go through embryonic and post embryonic development with less mortality than the R. 3. The development time is significantly shorter in N individuals. 4. N individuals are significantly more resistant to food shortage. 5. As shown by the damage, N individuals feed more strongly than the R. The greater number of eggs laid by the former is obviously the cause of the greater damage to the host. 6. The number of eggs laid is closely connected with the degree of resistance. N individuals lay the greatest number and this decreases with rise in resistance. 7. In R cultures, the sex ratio is displaced in favour of the male, probably due to disturbance of spermiogenesis. Under normal or abnormal conditions, the R population shows respectively a slow or a fast reversion to the normal state. Crossing R females with N males and, at the same time, using a weaker selection pressure gave a decreasing resistance in future generations which is explained by the polymery hypothesis. Polymery and lowering of vitality due to the R gene explains the reversion. The degree of resistance depends on the type of selection and on environmental conditions.

Literatur

Beard, R. L., 1952. Effect of Sub-Lethal Doses of Toxicants on Susceptibility of Insects to Insecticides J. econ. Entomol. 45, 561–567.

Boudreaux, H. B., 1958. The Effect of Relative Humidity on Egg-Laying, Hatching, and Survival of various Spider Mites J. ins. Physiol. 2, 65–72.

Bruce, W. N. und Decker, G. C., 1951. Insecticide-Resistant House-Flies Pest Control 19, Nr. 4. Aus: Brown, A. W. A., 1958 Insecticide Resistance in Arthropods, World Health Organisation.

Busvine, J. R., 1953. Forms of Insecticide-Resistance in House-Flies and Body Lice. Nature 171, 118–119.

Cavalli-Sforza, L. L. und Lederberg, J., 1956. Isolation of Pre-Adaptive Mutants in Bacteria by Sib Selection. Genetics 41, 367–381.

Chang, S. C. und Crowell, H. H., 1953. Effect of Successive Treatments of DDT on Individual Susceptibility in the American Cockroach. J. econ. Entomol. 46, 467–472.

Crow, J. F., 1957. Genetics of Insect Resistance to Chemicals. Ann. Rev. Entomol. 2, 227–246.

Dobzhansky, T., 1937. Genetics and the Origin of Species. Columbia University Press, New York, N. Y., 1st Ed.

Dittrich, V., 1959. Verbesserte Technik für Versuche mit Spinnmilben. NachrBl. dtsch. PflschDienst 11, 54–56.

Finney, D. J., 1952. Probit Analysis. Cambridge, University Press.

Gäumann, E., 1951. Pflanzliche Infektionslehre. Birkhäuser Verlag, Basel. 2. Auflage S. 44.

Gasser, R., 1951. Zur Kenntnis der gemeinen Spinnmilbe *Tetranychus urticae* Koch. Mitt. schweiz. ent. Ges. XXIV, 217–254.

Grayson, J. M., 1954. Differences between a Resistant and a Non-Resistant Strain of the German Cockroach. J. econ. Entomol. 47, 253–256.

Hoffmann, R. A., Roth, A. R. und Lindquist, A. W., 1951. Effect on House Flies of Intermittent Exposures to Small Amounts of DDT Residues. J. econ. Entomol. 44, 734–736.

Hoskins, W. M. und Gordon, H. T., 1956. Arthropod Resistance to Chemikals. Ann. Rev. Entomol. 1, 89–122.

Keiding, J., 1956. Aus Brown, A. W. A., 1958. Insecticide Resistance in Arthropods (World Health Organisation) S. 157.

King, W. V., 1950. DDT-Resistant House Flies and Mosquitoes. J. econ. Entomol. 43, 527–532.

Lees, A. D., 1953. Environmental Factors Controlling the Evocation and Termination of Diapause in the Fruit Tree Red Spider Mite *Metatetranychus ulmi* Koch. Ann. appl. Biol. 40, 449–486.

Lichtward, E. T., Bruce, W. N. und Decker, G. C., 1955. Notes on the Inbreeding of House Flies. J. econ. Entomol. 48, 301–303.

Linke, W., 1953. Untersuchungen über Biologie und Epidemiologie der Gemeinen Spinnmilbe, *Tetranychus althaeae* v. Hanst., unter besonderer Berücksichtigung des Hopfens als Wirtspflanze. Höfchenbriefe 6, 185–238.

Maelzer, D. A. und Kirk, R. L., 1953. A Preliminary Study of the Genetics of DDT Resistance in Houseflies. Aust. J. Biol. Sci. 6, 244–256.

March, R. B. und Lewallen, L. L., 1950. A Comparison of DDT-Resistant and Non-Resistant House Flies. J. econ. Entomol. 43, 721–72.

Melander, A. L., 1914. Can Insects become Resistant to Sprays? J. econ. Entomol. 7. 167–172.

Perry, A. S. und Hoskins, W. M., 1951. Detoxifikation of DDT as a Factor in the Resistance of House Flies. J. econ. Entomol. 44, 850–857.

Pimentel, D., Dewey, J. E. und Schwardt, H. H., 1951. An Increase in the Duration of the Life Cycle of DDT-Resistant Strains of the House Fly. J. econ. Entomol. 44, 477–481.

Saba, F., 1960. Dissertation Bonn. Über Entwicklung und Rückgang von Giftresistenz bei *Tetranychus urticae* Koch und deren Abhängigkeit von der Wirtspflanze. (Z. ang. Entomologie 1961 im Druck.)

Schrader, F., 1923. Haploidie bei einer Spinnmilbe. Arch. mikr. Anat. 97, 610–622.

Taylor, E. A. und Smith, F. F., 1956. Transmission of Resistance Between Strains of Two-Spotted Spider Mites. J. econ. Entomol. 49, 858–859.

Varzandeh, M., Bruce, W. N. und Decker, G. C., 1954. Resistance to Insecticides as a Factor Influencing the Biotic Potential of the House Fly. J. econ. Entomol. 47, 129–134.

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München

Über die Entwicklung des schwarzbraunen Mehlkäfers, *Tribolium destructor* Uyttenb.

Teil III

Die Aufzucht in „synthetischen", carnitin-unterdosierten Diäten und die darauf beruhenden Schädigungen

Von E. Naton

Mit 10 Abbildungen

I. Einleitung

Die Aufzucht und Ernährung von Insekten in „synthetischen" Diäten wurde schon an den verschiedensten Objekten durchgeführt. Sollte dadurch zunächst der Nähr- und Wuchsstoffbedarf festgestellt werden, so versuchte man später, auf diese Weise die physiologischen Leistungen von symbiontischen Mikroorganismen genauer analysieren und definieren zu können. Es wurde doch wiederholt festgestellt, daß bei diesen Insekten bei Symbiontenverlust charakteristische Ausfallserscheinungen auftreten (Buchner 1930, 1953, Koch 1933, 1956, 1957; dort weitere Angaben).

Im Zuge all' dieser Untersuchungen stellte es sich heraus, daß selbst bei optimaler Dosierung aller benötigten Wirkstoffe die Larvalentwicklung der Tenebrioniden durchaus nicht immer, die Imaginalentwicklung gar nicht gewährleistet ist. Vielmehr wird dazu ein Faktor benötigt, der zunächst unter dem Namen „*Tribolium*-Imago-Faktor" in Form von Heferückstand oder Caseinhydrolysat der Diät zugegeben werden mußte. Später erwies er sich als durch Carnitin ersetzbar (v. Buddenbrock 1956, Fröbrich und Offhaus 1952, Koch, Offhaus, Schwarz und Bandier 1951, Magis 1954 u. v. a.).

In dieser Arbeit soll nun versucht werden, einen Beitrag zur Klärung des Kausalzusammenhanges zwischen Carnitinmangel und Entwicklungsstörungen des schwarzbraunen Mehlkäfers, *Tribolium destructor* Uyttenb., zu liefern.

II. Material und Methoden

Haltung und Züchtung: Sämtliche Versuche wurden, wie früher angegeben (Naton, 1960), bei 27° C und 80 % RH durchgeführt. Die Tiere befanden sich dabei einzeln in aufrecht stehenden Reagenzgläsern. Als Kontrolldiäten dienten eine natürliche Diät (Weizenmehl Type 550 + 8 % *Torula*-Trockenhefe) und „synthetische" Diäten mit ausreichender Car-

nitindosierung. Die Herstellung der „synthetischen" Diäten erfolgte nach der bei FRAENKEL et al. (1950), FRÖBRICH u. OFFHAUS (1953), ROSENTHAL u. REICHSTEIN (1945) angegebenen Technik. Die Dosierung der verwendeten Wirkstoffe ist jeweils im Text zu ersehen.

Histologie und Zeichnungen: Die Fixierung der Objekte erfolgte hauptsächlich nach der in Teil I (NATON, 1960) angegebenen Weise. Daneben wurden aber auch für die Herstellung von Sagittalschnitten Tiere in toto fixiert. An Hand von Serienzeichnungen von Querschnitten, die mit Hilfe des Projektionsmikroskopes entworfen wurden, konnte der Darmverlauf genau rekonstruiert werden. Zur größeren Anschaulichkeit wurden an Hand dieser Zeichnungen Plastilinmodelle hergestellt. Die histologischen Zeichnungen wurden mit dem Abbéschen Zeichenapparat angefertigt.

III. Die Morphologischen Schäden der Imagines

SCHWARZ und KOCH (unveröffentlicht, n. mündl. Mitt.) haben bereits 1950 an einem sehr umfangreichen Versuchsmaterial, das beim „*Tribolium*test" angefallen ist, an *Tribolium confusum* Duv. teratologische Bildungen festgestellt, die sehr häufig zum vorzeitigen Tode der Puppen und Imagines führten. Fehlen oder Unterdosierung nur eines der essentiellen acht B-Vitamine war die Todesursache der Tiere. Darüber hinaus aber erwies sich auch der Mangel oder die Unterdosierung von Carnitin als schädlich für die Gesamtentwicklung dieses Käfers.

Da über *T. destructor* bisher keine derartigen Beobachtungen vorlagen, wollte ich an diesem Objekt diesen Mangelerscheinungen genauer nachgehen und vor allem die Ursachen für das vorzeitige Absterben der Tiere ergründen.

Als „synthetische" Nahrung optimaler Zusammensetzung diente folgende Diät:

Grunddiät:

65 g Reisstärke, vitaminfrei (E. Remy & Cie., Louvain)
35 g Casein, vitaminfrei (Hoffmann – La Roche AG, Grenzach)
5 g Salzgemisch n. Mc. Collum

Dazu kamen je Gramm Diät:

Cholesterin	10	mg
Aneurin	50	γ
Lactoflavin	25	γ
Pyridoxin	50	γ
Nicotinsäureamid	100	γ
Ca-Pantothenat	100	γ
Folsäure	2,5	γ
Mesoinosit	100	γ
p-Aminobenzoes.	10	γ
Cholinchlorid	250	γ
Biotin	0,5	γ
Vit. B_{12}	1	γ

Die Dosierung der zugefügten Carnitinquellen ist aus Tabelle 1 ersichtlich.

Die larvale Entwicklungsdauer wird durch die Unterdosierung kaum beeinflußt. Die geringe Verlängerung derselben, die in manchen Diäten eintritt, beruht vermutlich auf einem Mangel an Begleitstoffen, die noch im Heferückstand und Caseinhydrolysat enthalten sind. Deswegen benötigen die Larven, die auf einer reines Carnitin enthaltenden Diät herangezogen wurden, etwas mehr Zeit zu ihrer Entwicklung als Kontrolltiere, deren Carnitinbedarf durch Heferückstand oder Caseinhydrolysat gedeckt wird. Die Ent-

Tabelle 1

Dosierung der Carnitinquellen

Carnitinquelle	ausreichend	unterdosiert
Heferückstand	10 mg[1]	3 mg oder 1 mg
Caseinhydrolysat	25 mg	10 mg oder 5 mg
Carnitin	3 γ	0,5 γ oder 0,1 γ

[1] Jeweils pro Gramm Diät.

wicklungszeit der Larven, die in Diäten mit ausreichender oder unterdosierter Carnitinzugabe herangezogen werden, ist aber in beiden Fällen gleich.[1] Eine deutliche Carnitinmangelerscheinung läßt sich an den Imagines beobachten. Aus früheren Arbeiten ist von verschiedenen Objekten bekannt, daß bei carnitinarm oder „carnitinfrei"[2] ernährten Tieren die Imagines durch fehlerhafte Ausfärbung[3] und Aushärtung der Cuticula auffallen. Außerdem sind die Elytren sehr häufig verkrüppelt (Cooper und Fraenkel 1952, an *Palorus ratzeburgi* Wissman; Fraenkel u. Chang 1954, an *Tenebrio molitor* L.; French u. Fraenkel 1954, an *Tribolium confusum* Duv.; Fröbrich 1954, an *Tribolium confusum* Duv.; Leclercq 1957, an *Gnathocerus cornutus* F.; Magis 1954, an *Tribolium confusum* Duv., *T. castaneum* Hbst. und *T. destructor* Uyttenb.[4]).

a b c d

Fig. 1. Schädigungen an carnitinunterdosiert aufgezogenen Imagines. a. In „Laufstellung" gestorben (Gruppe 1). b. Nicht ausgefärbt, Dorsalansicht (Gruppe 2). c. Während der Häutung gestorben (Gruppe 3). d. Abdomen hochgeklappt (Gruppe 4). Alle 5,8 ×

Diese morphologischen Schäden treten bei *T. destructor* auch bei den angeführten Carnitinunterdosierungen ein. Auf Grund von äußeren Merkmalen lassen sich vier Gruppen unterscheiden:

1. Diese Imagines sind äußerlich völlig normal entwickelt. Nach einigen Tagen verlieren die Tiere jedoch ihre Bewegungsfähigkeit und sterben in „Laufstellung" (Fig. 1 a).

[1] Demgegenüber haben Schwarz u. Koch in Stufenuntersuchungen feststellen können, daß die Entwicklungszeit von *T. confusum* mit Abnahme des Carnitingehaltes von 1 auf 1/4 / g Diät in „synthetischen" Diäten deutlich erhöht wird.

[2] Siehe auch Fußnote 7.

[3] Ähnliche teratologische Bildungen haben Schwarz u. Koch auch bei Mangel an B-Vitaminen beobachtet (Koch 1956).

[4] Diese „synthetische" Diät war ohne besondere Carnitinquellenzugabe, enthielt aber Getreidekeimöl.

2. Die Puppenexuvie wird von diesen Imagines noch völlig abgestreift. Die Elytren sind zwar normal ausgestreckt, werden aber nicht ausgefärbt oder ausgehärtet. Sie bleiben durchsichtig wie die Alae, die manchmal noch nicht unter die Elytren eingeschlagen sind. In den übrigen Bereichen der Cuticula hat die Ausfärbung bereits begonnen. Diese Tiere sterben wenige Stunden nach dem Schlüpfen mit meistens ebenfalls in „Laufstellung" ausgestreckten Beinen (Fig. 1 b).
3. Die Imagines sterben während des Schlüpfens. Beine und Fühler, Prothorax und Kopf sind noch völlig mit der Puppencuticula überzogen, während die Abdominalsegmente teilweise gehäutet sind (Fig. 1 c).
4. Auch bei den Tieren der Gruppe 4 wird die Häutung nicht beendet. Das Abdomen ist fast rechtwinklig hochgeklappt (Fig. 1 d). Die Flügel sind normal nach hinten gestreckt. Dabei liegen sie entweder seitlich neben dem Abdomen oder sie sind nach der Dorsalseite umgebogen. Sie bilden dann mit dem Tergit des Prothorax einen stumpfen Winkel und ihre Spitzen liegen neben dem Ende des Abdomens. Sie sind aber völlig ungehäutet.

Das Strecken der Beine und Hochklappen des Abdomens führe ich auf krampfartige Muskelkontraktionen zurück. Diese Spasmen der Muskulatur beschränken sich aber nicht nur auf die dem Außenskelett ansitzenden Muskeln. Auch in der Muskulatur des Mitteldarmes treten kräftige Kontraktionen auf. Über die am gesamten Darmtraktus auftretenden Schäden sei im folgenden berichtet.

IV. Die Auswirkungen von Carnitinunterdosierung auf den Darmtrakt der Imagines

1. Die Schädigungen des Mitteldarmes

Eine starke Beeinflussung des Darmtraktes bildet den Ausgangspunkt für sämtliche Schädigungen. In wechselndem Umfang finden Kontraktionen der Mitteldarmmuskulatur statt, durch welche das Darmepithel in Zotten gegen das Lumen vorgepreßt wird.[5] Dadurch ähnelt zwar der Vorgang etwas der Wirkung des Sphinkters im Bereich der Valvula pylorica normal genährter Imagines, wo vorübergehend auf sehr kurzer Strecke ebenfalls Mitteldarmepithel zur Zottenbildung veranlaßt wird. Es bestehen aber demgegenüber zwei auffallende Unterschiede:

1. Die räumliche Ausdehnung der Ringmuskelkontraktion, die sich von hinten nach vorne ausbreitet und u. U. fast den gesamten Mitteldarm ergreifen kann, und
2. Die vollständige Degeneration des Mitteldarmepithels in diesen Bereichen.

Zu Beginn der Muskelkontraktion wölben sich die Zellen des Mitteldarmepithels, deren Grenzen teilweise noch zu sehen sind, sehr stark in das Lumen vor (Fig. 2 a). Gleichzeitig beginnt die Degeneration ihrer Kerne, welche pyknotisch werden (Fig. 2 b): Das Chromatin verteilt sich in vielen Fällen über den ganzen Kern, der nun mit stark färbbaren Substanzen angefüllt ist. Das Cytoplasma dieser Zellen ist vom Apex bis zum Kern durch gestapelte

[5] Siehe Fußnote 6.

Sekretmengen schaumig vakuolisiert. In den apikalen Bezirken fließen die Sekretmassen zu großen Vakuolen zusammen. Das Darmlumen enthält nur noch Reste des Mitteldarmschleimes.

Mit zunehmender Kontraktion der Muskulatur werden die Degenerationserscheinungen immer ausgeprägter (Fig. 3a). Völlig normale Kerne sind nur noch sehr selten zu finden; in diesen Fällen liegen sie meistens in der

Fig. 2. Imago mit leichter Schädigung; links: Vorwölbung des Mitteldarmepithels, 370×; unten: Teilausschnitt des Mitteldarmepithels, 1500×

Nähe der Kryptenschläuche. Häufiger treten Kerne auf, deren ursprünglich randständiges Chromatin sich vermehrt hat und im ganzen Kern gleichmäßig verteilt ist (Fig. 3b, K_1). An anderen Stellen kommt es zu einer Zusammenballung des Chromatins. Das ganze Chromatin ist zu einem großen Klumpen zusammengeballt, der zentral im Kern liegt (Fig. 3 b, K_2). Später löst sich häufig die Kernmembran auf, so daß der Chromatinklumpen dann frei im Plasma liegt. Daneben lassen sich noch viele weitere Degenerationserschei-

nungen finden (Fig. 3 b, K_{3-5}). Im apikalen Teil der Mitteldarmzellen treten viele, große Vakuolen, Faserstränge und schollige-körnige Zerfallsprodukte auf. Nur in der Nähe der Basalmembran, wo auch zuweilen die Zellgrenzen deutlicher sichtbar werden, ist das Plasma weniger geschädigt. Ein Höhepunkt der Kontraktion und Degeneration des Darmes ist dann erreicht, wenn die Zellschuttmassen überhaupt fast kein Lumen mehr im Darm freilassen (Fig. 3 c).

Aus verschiedenen Querschnittsbildern geht hervor, daß sich diese Muskelkontraktion und der Epithelzerfall des Mitteldarmes u. U. noch zweimal

Fig. 3. Imagines mit schwerer Schädigung. a. Letztes Drittel des Mitteldarmes, quer. Vorwölbung in Zotten, 370×. b. Teilausschnitt von a. Epithelzerfall. K = Kern. 1500×. c. Zweites Drittel des Mitteldarmes, quer. Höhepunkt der Kontraktion, 370×

wiederholen können. Dabei verhalten sich die verschiedenen Bereiche des Mitteldarmes nicht gleichsinnig. Nur in den vorderen Regionen des Mitteldarmes treten zwei oder drei Kontraktionsphasen auf, während im hinteren Bezirk, wo auch der Herd der Kontraktionen liegt, die Muskulatur nach der ersten Kontraktion keine Erschlaffung erfährt.

Das während der ersten Kontraktion abgestoßene Epithel zeigt in der Regel einen stärkeren Grad des Zerfalls als das der zweiten Kontraktionsphase (Fig. 4 a). Die beiden Zellschuttlagen sind, von Übergängen abgesehen, durch eine hellere Zone voneinander getrennt (Fig. 4 b, Ü. u. Z.). Die Kerne des „ersten Epithels" sind pyknotisch geworden und bilden häufig frei im Plasma liegende Chromatinklumpen (Fig. 4 c, K), während im „zweiten Epithel" zuweilen noch normal ausgebildete Kerne zu finden sind (Fig. 4 a,

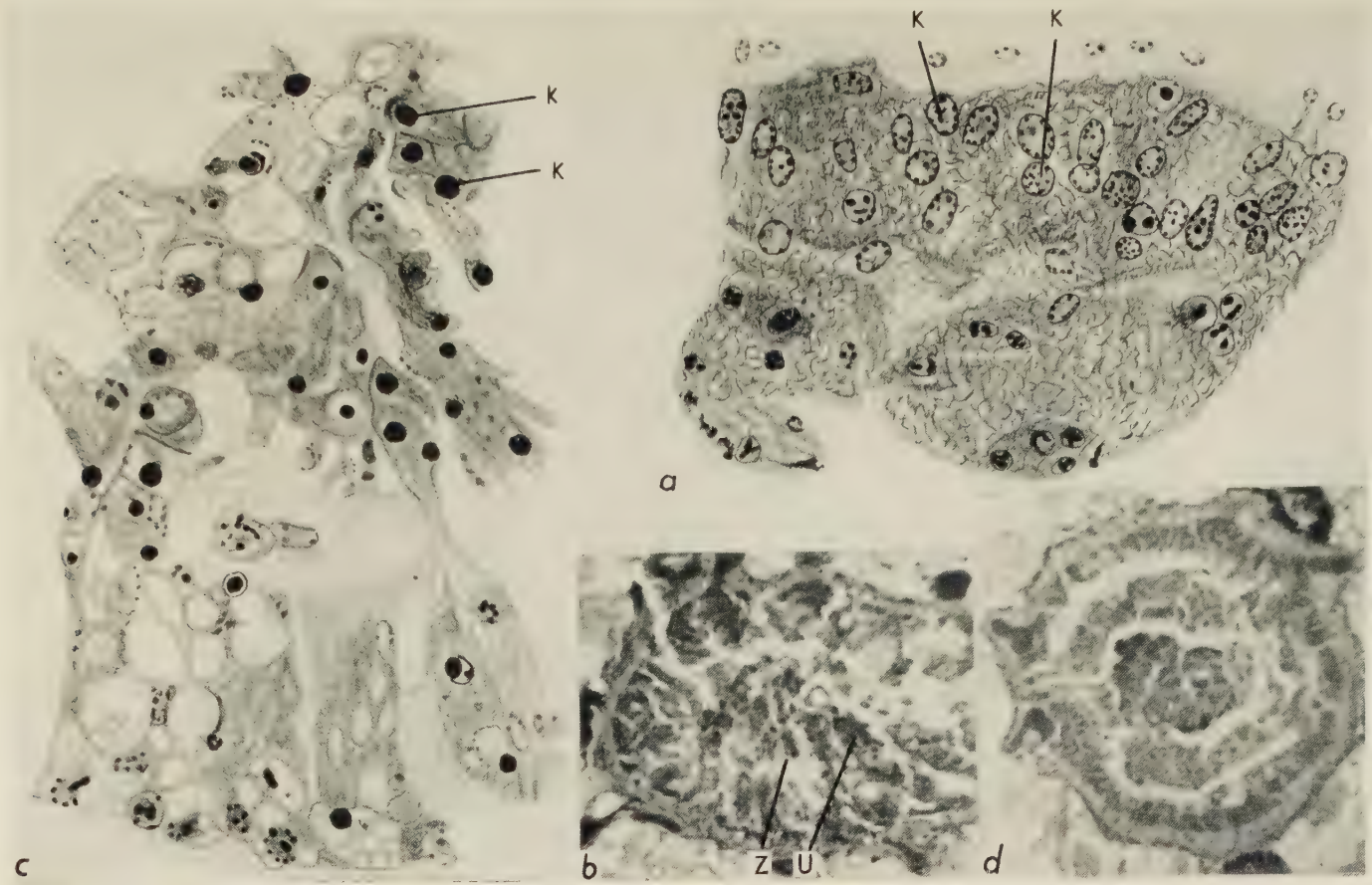


Fig. 4. Imagines mit schwerer Schädigung. Wiederholung der Kontraktion. a. Erstes Drittel des Mitteldarmes, quer. Beginn der zweiten Kontraktion, 1500×. b. Erstes Drittel des Mitteldarmes, quer. Zellschutt nach zwei Kontraktionen, 370×. c. Teilausschnitt von b. 1500×. d. Erstes Drittel des Mitteldarmes, quer. Beginn der dritten Kontraktion, 370×

K). Das degenerierende Plasma ist dichtfaserig oder stark vakuolisiert. Auffällig ist in vielen Fällen die starke Färbbarkeit auch an den Kernen, die nur wenig geschädigt sind. Zellgrenzen sind im allgemeinen nicht zu erkennen. Das Mitteldarmlumen ist an allen Stellen mit wiederholter Kontraktion durch den Zellschutt völlig ausgefüllt. Häufig ist dabei der Zellschutt des „ersten Epithels" viel kräftiger gefärbt als der des „zweiten" (Fig. 4 d). Das „dritte Epithel" besitzt zwar noch fast normale Zellkerne, Zellgrenzen sind jedoch nicht mehr zu erkennen.

Die Ringmuskulatur verdickt sich während aller Kontraktionsphasen besonders stark. Im Verhältnis zu den Längsmuskelfasern ist sie aber sehr schwach färbbar.

2. Die Schädigungen der Organe im Bereich des Vorderdarmes

Zur Klärung der Frage nach dem Verbleib des Mitteldarmschleimes bleibt auf Grund der bisher geschilderten Befunde nur eine Möglichkeit: Er muß in den vorderen Bereich des gesamten Darmtraktus gepreßt worden sein, da ein Ausweichen in den Enddarm oder eine Resorption in der geschädigten Mitteldarmregion nicht möglich ist. Tatsächlich werden bei geschädigten Tieren die Kopfkapsel und z. T. auch der Prothorax von mächtigen Darmausstülpungen erfüllt, die vielleicht den Tod der Imagines verständlich machen. Das Ausmaß dieser Ausstülpungen sei zunächst an den Fig. 5 a und b erläutert. Es handelt sich dabei um Plastilinmodelle, die an Hand von Querschnittsserien rekonstruiert wurden. Der weiße und der schwarze Ast auf der rechten Seite des Modells stellen Ausläufer des Vorderdarmes dar, der Mitteldarm wird durch den graugefärbten Teil wiedergegeben. Die Modelle sind zum besseren Verständnis im überstreckten Verhältnis von Breite : Länge = 1 :6 hergestellt worden. Der weiße Ast führt mit seinem vorderen, abgeschnittenen Ende in die Mundhöhle. Der hintere, abgerundete Teil endet blind; er ist eine Ausstülpung, die etwa an der Stelle beginnt, wo von der dorsal alles überdeckenden Mitteldarmausstülpung der kleine, vordere Seitenast entspringt (Fig. 5 a, S). In dieser Region besteht zwischen den im Modell weiß und schwarz gehaltenen Vorderdarmästen eine offene Verbindung. Ein Querschnitt durch eine Region, die etwa 20 µ vor dieser Verbindungsstelle liegt, zeigt zunächst im dorsalen Teil der Kopfkapsel die Ausstülpung des Mitteldarmes als riesiges Lumen (Fig. 6 a, L_1). Darunter liegt der Blindsack des im Modell schwarz getönten Vorderdarmteiles, der hier einen linken, weitlumigen und einen rechten, flachen Abschnitt bildet (Fig. 6 a, L_{2-3}). Unter letzterem befindet

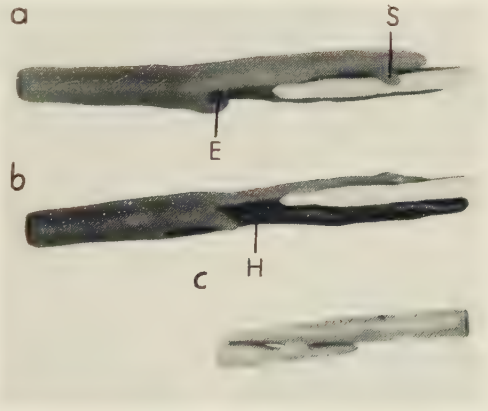


Fig. 5. Modelle der Darmausstülpungen. Breite 20 ×, Länge 120 ×. a. Schwere Schädigung, Seitenansicht. b. Wie a, Ventralansicht. c. Leichte Schädigung. Näheres siehe Text

sich das Lumen des im Modell weiß gehaltenen Vorderdarmteiles (Fig. 1 a, L4). Das Lumen an der rechten Seite gehört zu dem kleinen Seitenzweig der Mitteldarmausstülpung (Fig. 5 a, S). Die offene Verbindung zwischen den beiden Vorderdarmteilen wird caudalwärts nicht mehr unterbrochen. Trotzdem wird die Blindsackbildung dadurch ermöglicht, daß sich L2 von L3

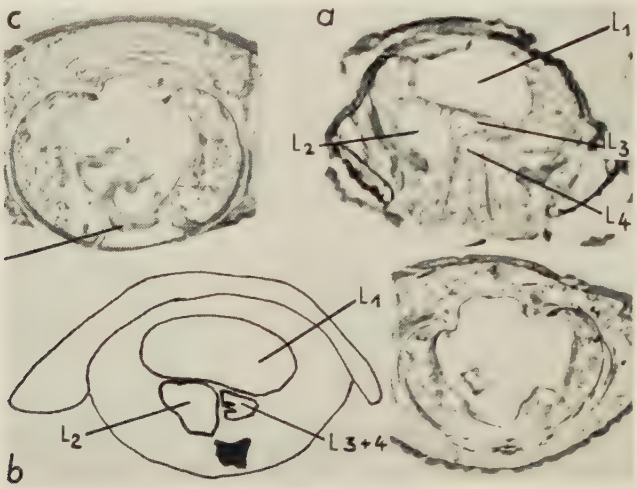
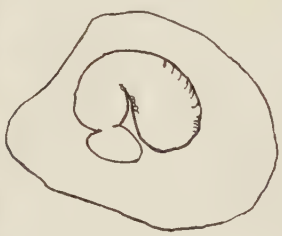


Fig. 6. Querschnitte durch Kopf und Prothorax schwer geschädigter Imagines. a. Kopf quer, 40×. b. Wie a., etwas weiter hinten, 40×. c. Region der Valvula cardiaca quer, 40×. d. Wie c., etwas weiter hinten, 40×

a



b

Fig. 7. Imago mit besonderer Schädigung des Proventrikels. Kopf quer, 40×. a = 35 μ vor b

Fig. 8. Kopfquerschnitt einer Imago. Schädigung des Gehirns, 40×

(Fig. 6 a) getrennt hat und mit L4 ein Lumen bildet (Fig. 6 b). Der weiße Blindsack des Modells (Fig. 5 a und b) wird also nur in seinen ventralen und seitlichen Partien vom Epithel des weißen Vorderdarmastes gebildet, der dorsale Teil (im Modell nicht sichtbar) besteht aus Epithel des schwarzen Vorderdarmastes. Das Hauptstück des schwarzen Vorderdarmastes (Fig. 5 b, H) mündet als Röhre schließlich in den Mitteldarm. An der Einmündungsstelle (Fig. 5 a, E) wird der Vorderdarm zunächst von einem Seitenzweig des Mitteldarmes etwas umfaßt. Schließlich verschmelzen die beiden auf Fig. 6 c

noch getrennten Mitteldarmabschnitte und umgeben den Vorderdarmrest völlig (Fig. 6 d).

Auch der Proventrikel kann von diesen Ausstülpungen erfaßt werden. Als Beispiel diene die Imago des Querschnittes von Fig. 7 a. Von der Mundhöhle bis zum Proventrikel bildet der Oesophagus ein gerades, innen glattwandiges Rohr, über dem sich eine Aussackung des Proventrikels bis in das Gehirn des Tieres hinein vorschiebt. Die Aussackung umschließt partiell den Oesophagus und ist der Länge nach in zwei Abschnitte geteilt (Fig. 7 a), die aber auf ganzer Länge miteinander in Verbindung bleiben. Der rechte Abschnitt enthält die Chitinborsten des Proventrikels und mündet in den Bereich der Valvula cardiaca, während der linke Abschnitt 70 μ davor in den Oesophagus übergeht (Fig. 7 b).

Es kommt zuweilen vor, daß sich der Blindsack des schwarzen Vorderdarmabschnittes bis in das Gehirn hinein vorschiebt (Fig. 8). Es zwängt sich dabei die von einigen Fettkörperresten umgebene Spitze der Ausstülpung zwischen die Hemisphären, die dadurch teilweise auseinandergedrückt werden. In ähnlicher Weise kann auch das Unterschlundganglion beeinflußt werden (Fig. 6 c).

Geringfügige Schädigungen, wie ich sie gelegentlich beobachtet habe (Fig. 5 c), lassen vermuten, daß im Bereich des Vorderdarmes besondere Bezirke existieren, die für die Entstehung solcher Ausstülpungen besonders disponiert sind. Die Epithelien des Vorderdarmes und der Aussackungen sind durch die Dehnung zwar sehr stark abgeflacht, die Intima verläuft aber völlig durchgehend. Das Epithel der großen, dorsalen Mitteldarmausstülpung entbehrt herkunftsgemäß einer Intima und unterscheidet sich nur dadurch von den Vorderdarmepithelien.

3. Die Schädigungen des Enddarmes

Am Epithel des Enddarmes treten ganz anders geartete Schäden auf als im Bereich des Mitteldarmes oder des Vorderdarmes. Es konnten hier keine Muskelspasmen beobachtet werden. Die Schädigungen wirken sich im Bereich des Enddarmepithels besonders deutlich an den Kernen aus, wie der Vergleich der entsprechenden Darmbezirke normaler und geschädigter Tiere ergibt (vgl. Fig. 9 b–d mit Fig. 10 a–g).

Etwa 200 μ vor der Umbiegungsstelle des Enddarmes (Fig. 9 a, 1) sind Entmischungserscheinungen des Kerninhaltes mit lokalen Zusammenballungen des Chromatins und weiten Safträumen am auffälligsten (Fig. 10 a u. b). Häufig ziehen sich die Kerne dabei zipfelartig aus. Ein völlig anderes Bild der Kerne bietet sich im Bereich 200 μ nach der Umbiegungsstelle des Enddarmes (Fig. 9 a, 1). Die Kerne sind hier von dichtgepackten Chromatinkörnchen erfüllt (Fig. 10 d u. e), während im Bereich der Umbiegungsstelle selbst alle Übergangsstadien zwischen beiden Kerntypen zu finden sind (Fig. 10 c und f). Da erscheinen die Kerne auch stark aufgebläht und vergrößert.

An den Polen der dichten, längsovalen Kerne des hinteren Schlingenbezirkes ist die Kernmembran zuweilen sehr dünn und oft nicht mehr erkennbar. An diesen Stellen tritt Kernsubstanz in Wolken ins Plasma über (Fig. 10 e). Solchen Stadien begegnet man auch gelegentlich in den vorderen Abschnitten der Schlinge (Fig. 10 f u. g).

Die Intima wird im Enddarm geschädigter Tiere in normaler Stärke abge-

schieden. Dies weist darauf hin, daß die Schädigung erst nach dem Abscheiden der Intima, also frühestens in der alten Puppe, aufgetreten sein kann.

Fig. 9. Aufzucht mit ausreichender Carnitindosierung. a. Imaginaler Enddarm, Totalpräparat, 13,5×. 1 = Schnittebene vor bzw. nach der Umbiegungsstelle; 2 = Schnittebene in der Umbiegungsstelle. b. Querschnitt in Ebene 1, vor der Umbiegungsstelle, 1000×. c. Querschnitt in Ebene 2, Umbiegung, 1000×. d. Querschnitt in Ebene 1, nach der Umbiegungsstelle, 1000×

V. Schädigungen der alten Puppen

Wenn auch die Abscheidung der Intima im Vorderdarm und im Enddarm darauf schließen ließ, daß die Hauptschädigung nur in der Imago eintritt, so wurden doch auch einige alte und mittlere Puppen nach zeitig auftretenden Schäden untersucht. Bei den mittleren Puppen konnte bisher noch keine Schädigung durch Carnitinunterdosierung festgestellt werden. Bei den alten Puppen bemerkt man im Bereich des Vorderdarmes eine Verringerung der Ringmuskulatur.

Die schwankende Weite des Darmlumens erwies sich als eine besondere Schwierigkeit für die Berechnung von Werten, die miteinander verglichen werden dürfen. Um dies zu umgehen, wurde folgender Rechengang angewendet: Die Weite des Darmlumens wurde in % der Thoraxbreite errechnet, um individuelle Größenschwankungen auszuschalten (= „Lumenwert"). In gleicher Weise wurde die Stärke der Darmmuskulatur berechnet. An Hand dieser Prozentwerte wurde dann das prozentuale Verhältnis von Muskulatur zum Darmlumen bestimmt. Damit war eine Vergleichsmöglichkeit der Mächtigkeit der Ringmuskulatur im Verhältnis zum Darmlumen geboten. Das Ergebnis des letzten Rechenganges tritt in Tabelle 2 als „Muskelwert" auf.

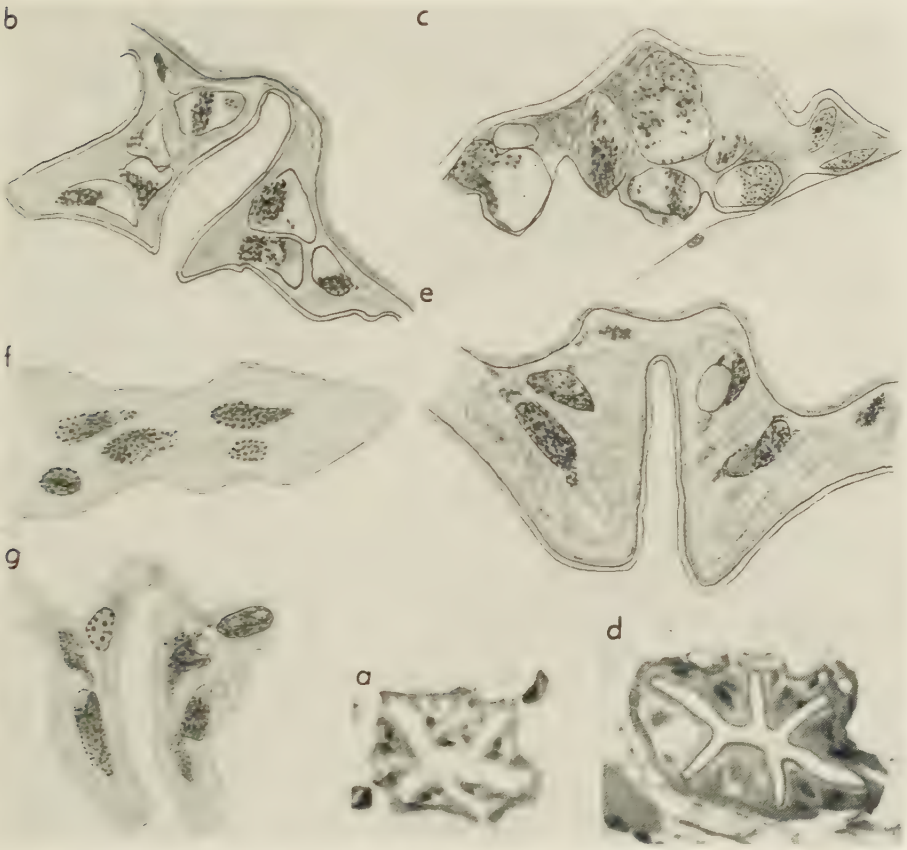


Fig. 10. Imagines mit schwerer Schädigung. a. Enddarm quer, Schnittebene 1 (*v.* d. Umbiegung), 270×. b. Wie a., 1000×. c. Enddarm quer, Schnittebene 2 (Umbiegung), 1000×. d. Enddarm quer, Schnittebene 1 (*n.* d. Umbiegung), 270×. e. Teilausschnitt von d., 1000×. f. Enddarm quer, Schnittebene 2 (Umbiegung), 1000×. g. Enddarm quer, Schnittebene 1 (*v.* d. Umbiegung), 1000×

Tabelle 2

Die Abnahme der Vorderdarmringmuskulatur der alten Puppen im Verhältnis zur Lumenerweiterung

	„Muskelwert"		„Lumenwert"	
Norm. Puppen	7,47	= 1:0,508	24,9	= 1:1,21
Carn. unterdos. Puppen	3,8		30,3	

Aus Tabelle 2 geht hervor: Bei carnitinunterdosiert ernährten Puppen ist das Lumen des Vorderdarmes um 21 % weiter als bei normal genährten Puppen. Die Muskulatur hat aber in einem stärkeren Maße abgenommen, als es durch die Dehnung des betreffenden Darmbezirkes allein bewirkt würde. Die Abnahme der Muskulatur beträgt ca. 49 %. Diese schwächere Ringmuskulatur könnte vielleicht die Entstehung der Aussackungen des Vorderdarmes in der Imago begünstigt haben. Weitere Schäden waren an Puppen dieser Diäten nicht feststellbar.

VI. Diskussion und Zusammenfassung

Es waren bis jetzt sechs Insektenarten bekannt, bei welchen ein Bedarf an Carnitin in der Nahrung festgestellt wurde: *Tenebrio molitor* L., *Tenebrio obscurus* Fabr., *Tribolium confusum* Duv., *Tribolium castaneum* Hbst., *Palorus ratzeburgi* Wissman und *Gnathocerus cornutus* F. (Fraenkel u. Friedman 1957). Auf Grund meiner Ergebnisse muß jetzt auch *T. destructor* dazu gezählt werden. Ein Teil der bei Carnitinunterdosierung auftretenden Schäden ist bei allen bisher untersuchten Arten feststellbar, so z. B. der sich meist an eine Häutung anschließende Tod eines Insektes und eine nicht vollendete Ausbildung der Cuticula (Cooper und Fraenkel 1952, Fraenkel und Chang 1954, French und Fraenkel 1954, Leclercq 1957, Magis 1954). Imagines weisen zudem sehr häufig eine Verkrüppelung der Elytren auf. An *T. destructor* treten diese Schäden ebenfalls auf, dazu aber noch krampfartige Kontraktionen eines Teiles der Muskulatur. Dieses Ergebnis wirft ein neues Licht auf die Todesursache der bald nach dem Schlüpfen sterbenden Imagines. Nach Fraenkel u. Friedman (1957) ist der Tod in einer Störung der Cuticulaausbildung begründet. Die Tiere erleiden dadurch einen äußerst starken Wasserverlust. Dies könnte aber auch schon allein durch die verkrüppelten Elytren eintreten, die den an sich wenig chitinisierten Bereich der Tergite nicht mehr vollständig abdecken können. Normal ausgebildete, die Subelytralhöhle dicht abschließende Elytren spielen im Schutz gegen Verdunstung bei Käfern eine sehr große Rolle (Diser 1955). Demnach kann die Austrocknung nur als eine Folgeerscheinung angesehen werden, wobei die Ausfärbung der Cuticula nicht primär wegen des Carnitinmangels unterbleibt, sondern weil die Imago stirbt, bevor die Ausfärbung beendet sein kann. Es treten doch auch Imagines auf, die ihre Cuticula völlig normal ausbilden und dann doch nach einiger Zeit sterben. Als Todesursache müssen nach den bisherigen Erfahrungen an den Imagines von *T. destructor* die schweren Störungen am Darmtrakt angesehen werden.

Als wichtiger Faktor muß eine Veränderung in der Zusammensetzung der Blutflüssigkeit angenommen werden. Es ist ja bekannt, daß unmittelbar nach der Häutung infolge der noch nicht völlig abgeschiedenen Wachsschicht die Verdunstung erhöht ist (Wigglesworth 1948, Wigglesworth u. Gillet 1936). In nicht geschädigten Tieren kann ein Flüssigkeitsverlust durch Resorption des Mitteldarmschleimes ausgeglichen werden. Reicht aber diese Resorption nicht aus, so kann die Blutflüssigkeit ihre normalen Aufgaben nicht mehr erfüllen (Jochum u. Jung 1956). Außerdem entstehen durch die Kontraktionen des Mitteldarmes „unerwartet" große Mengen von nekrotischem Material, die bei gleichzeitiger Vernichtung des Darmepithels den Organismus stark beeinflussen müssen. Unter diesen Umständen wäre eine Verzögerung der Aushärtung der Cuticula verständlich. Dadurch wiederum wird die starke Verdunstung bis zum Tode des Tieres fortgesetzt.

Histologische Untersuchungen des Mitteldarmes von Carnitinmangeltieren liegen m. W. nur von den Larven des Mehlkäfers, *Tenebrio molitor*, vor (Chang u. Fraenkel 1954). Wie bei den Imagines von *T. destructor* traten im Mitteldarm schwere Schäden auf, die zu starkem Epithelzerfall führten. In gleicher Weise wie bei *T. destructor* wurde das Epithel zunächst vakuolisiert, die Kerne färbten sich stärker. Die Bilder, die Chang u. Fraenkel (1954) vom Zerfall des Darmepithels der Larven von *Tenebrio molitor* ge-

ben, erinnern sehr an jene, die JOCHUM und JUNG (1956) von ungehemmter Sekretion des Mitteldarmepithels durch Trockenheit geschädigter Imagines von *Tenebrio molitor* veröffentlichten (vgl. CHANG u. FRAENKEL 1954, S. 266, Fig. 10–12 mit JOCHUM u. JUNG 1956, S. 403, Abb. 12). Es findet ferner bei den Larven von *Tenebrio molitor* keine Kontraktion der Darmmuskulatur statt, und der ganze Degenerationsprozeß erstreckt sich über einen Zeitraum von mehreren Wochen. Es wurden auch an den Larven von *Tenebrio molitor* keine Aussackungen des Vorderdarmes gefunden. Da nun nach bisherigen Untersuchungen über den Carnitingehalt tierischer Organe die Muskulatur am meisten Carnitin enthält (FRAENKEL 1953, FRAENKEL und FRIEDMAN 1957), ist eine unmittelbare Auswirkung des Carnitinmangels auf die Muskulatur von Insekten nicht auszuschließen[6].

In einigen Fällen konnte gezeigt werden, daß Carnitin eine den Stoffwechsel erhöhende Wirkung hat: Bei Säugern bewirkt Carnitinüberdosierung (5–20 mg/kg) z. B. eine starke Übersekretion der Speicheldrüsen, der Leber, des Magens und des Pankreas. Beim Menschen tritt nach Verabreichung von Carnitin eine starke Förderung des Appetites und des Wachstums ein (FRAENKEL u. FRIEDMAN 1957). Bei *Tenebrio*larven wird der Fettgehalt bei Carnitinmangel im Gegensatz zu verhungernden Tieren erstaunlich hochgehalten: „It was found that carbohydrate and proteins were completely depleted in both, deficient and starved larvae, whereas the total fatcontent, which decreased to a rather low value during starvation, did not change significantly in deficient larvae up to the time of death" (MC. FARLANE 1955, zit. n. FRAENKEL u. FRIEDMAN 1957). Beim Hungertod liegen auch hinsichtlich des Wassergehaltes andere Verhältnisse vor als beim Tod durch Carnitinmangel: *Tenebrio molitor*-Larven besitzen im Hungerzustand einen steigenden Wassergehalt, während er bei Carnitinmangeltieren von 60 auf 40% fällt. Es ist jedoch heute noch nicht möglich, irgendwelche Schlüsse über die Rolle des Carnitins im Gesamtstoffwechsel dieser Käfer zu ziehen (FRAENKEL u. FRIEDMAN 1957).

In Übereinstimmung mit den Befunden an *T. destructor* stehen oft Schäden, die auf Einwirkung von Insecticiden zurückzuführen sind: Im Darm von *Pediculus vestimenti* treten bei Anwendung von „Matacid" zunehmende Vakuolisierung des Plasmas und Chromatinzusammenballungen der Kerne auf (HOPP 1953). Starke Kontraktionen der Darmmuskulatur mit äußerlich sichtbarer Ausstülpung des Enddarmes können an Raupen von *Bombyx mori* durch Anwendung eines nicht näher genannten Spritzpräparates hervorgerufen werden (HÜSING 1935).

Ähnlich wie bei *Tenebrio molitor* in carnitinfreien[7] Diäten (FRAENKEL u. LECLERCQ 1956) gelingt es aber bei *T. destructor* in carnitinunterdosierten

[6] Auf Grund theoretischer Erwägungen besteht vielleicht die Möglichkeit, daß die Ringmuskelkontraktion durch Zerfallprodukte von lichtoptisch noch nicht sichtbar geschädigten Mitteldarmepithelzellen bedingt wird. Die Kontraktion wäre demnach eine sekundäre Schädigung. Es liegen aber meines Wissens bis jetzt noch keine Beobachtungen einer solchen Beeinflussung der Muskulatur durch nekrotisches Gewebe vor. Durch die Schädigungen des Enddarmepithels wird jedoch gezeigt, daß die bei Kernnekrosen auftretenden Zerfallsprodukte nicht zu Muskelkontraktionen führen müssen. Die zum Auftreten von Zellschutt führende Degeneration der Mitteldarmepithelzellen ist demnach m. E. auf die Kontraktion der Mitteldarmmuskulatur zurückzuführen.

[7] Nach den Erfahrungen von SCHWARZ u. KOCH ist nur das „vitaminfreie Casein der Fa. Hoffmann – La Roche & Co." frei von Carnitinwirksamkeit. Casein anderer Herkunft hatte immer noch eine gewisse Carnitinwirksamkeit. Es kamen in solchen Diäten stets noch einige Imagines zur Entwicklung (n. mündl. Mitt.).

Diäten einer wechselnden Anzahl von Tieren, die Metamorphose zu beenden und lebensfähige Imagines zu bilden. Für die Wahrscheinlichkeit, daß bei *T. destructor* eine Aufspaltung in eine Carnitin benötigende und eine von Carnitin unabhängige Rasse möglich sei, spricht das Bestehen von Rassen bei *T. castaneum*, die sich durch ihr verschiedenes physiologisches Verhalten gegenüber einem Mangel an Vitaminen der B-Gruppe unterscheiden (Miller 1944, zit. n. Magis 1954).

Summary

The rearing in diets with low doses of carnitin causes cramp-like contractions of the mid gut musculature of the adults and, in part, also the skeletal muscles. Blind-sac-like bulges are caused in the head region by the contractions of the stomach muscles and at the same time there is a strong epithelial breakdown in the mid gut. The contractions of the skeletal muscles often lead to an almost right-angled bending upwards of the abdomen.

The cuticle of the adults is often not coloured; this is a secondary manifestation caused by the muscle contractions and the breakdown of the gut epithelium.

Literatur

Die mit * bezeichneten Schriften standen mir nur in Referaten zur Verfügung

Beament, J.: The cuticular lipoids of insects. J. exp. Biol. **21**, 115–131, 1945.

Bhattacharyya, P., S. Friedman u. G. Fraenkel: The effect of some derivatives and structural analogs of carnitine on the nutrition of *Tenebrio molitor* L. Arch. Biochem. Biophys. **54**, 424–431, 1955.

Buchner, P.: Tier und Pflanze in Symbiose. Berlin, 2. Aufl. 1930.

— Endosymbiose der Tiere mit pflanzlichen Mikroorganismen. Basel, Birkhäuser, 1953.

v. Buddenbrock, W.: Vergleichende Physiologie, Bd. III. Basel, Birkhäuser 1956.

Chang, Peh-I und G. Fraenkel: Histopathology of Vit. B_T (Carnitine) deficiency in larvae of mealworm, *Tenebrio molitor* L. Physiol Zool. **27**, 259–267, 1954.

Cooper, M. und G. Fraenkel: Nutritives requirements of the small eyed flourbeetle, *Palorus ratzeburgi* Wissman (Tenebrionidae, Coleoptera). Physiol. Zool. **25**, 20–28, 1952.

Davis, G.: Amino acid requirements of *Oryzaephilus surinamensis* (Coleoptera, Silvanidae) for pupation. Can. J. Zool. **34**, 82—85, 1956.

* Diser, G.: Über die physiologische Rolle der Flügeldecken und der Subelytralhöhle bei Schwarzkäfern (Tenebrionidae) der Steppen und Wüsten. Zool. Ž. **34**, 319–322, 1955.

Fraenkel, G.: Vitamin B_T. I. Deficiency symptoms, method of testing, distribution, isolation procedures and some properties. Federation proceedings **10**, 183–184, 1951.

— Studies on the distribution of Vitamin B_T (Carnitine). Biol. Bull. **104**, 359–371, 1953.

— The distribution of Vitamin B_T (Carnitine) throughout the animal kingdom. Arch. Biochem. Biophys. **50**, 486–495, 1954.

Fraenkel, G. et al.: The nutrition of the mealworm *Tenebrio molitor* L. Physiol. Zool. **23**, 92–108, 1950.

Fraenkel, G. und Chang, Peh-I: Manifestations of a vitamin B_T (Carnitine) defeciency in the larvae of the mealworm, *Tenebrio molitor* L. Physiol. Zool. **27**, 40–56, 1954.

Fraenkel, G. und S. Friedman: Carnitine. Vitamins and hormones **15**, 73–118, 1957.

Fraenkel, G. und J. Leclercq: Nouvelles recherches sur les besoins nutrifits de la larve du *Tenebrio molitor* L. (Insecte, Coléoptère). Arch. internat. Physiol. Bioch. **64**, 601–622, 1956.

Fraenkel, G. und K. Rudall: The structure of insect cuticles. Proc. Roy. Soc. London, Ser. B, **134**, 111–114, 1947.

French, E. und G. Fraenkel: Carnitine (Vatimin B_T) as a nutritional requirement for the confused flourbeetle. Nature **173**, 173, 1954.

Fröbrich, G.: Der „*Tribolium*-Imago-Faktor" (TIF) durch Carnitin ersetzbar. Naturwiss. **40**, 556, 1953.

— Neue Ergebnisse experimenteller Untersuchungen zur Ernährungsphysiologie des Reismehlkäfers *Tribolium confusum* Duv. (Tenebrionidae, Coleoptera). Z. Vitamin-, Hormon- und Fermentforschg. **6**, 1–24, 1954.

Fröbrich, G. und K. Offhaus: Ein neuer Nahrungsfaktor, der die Metamorphose von *Tribolium confusum* Duv. (Tenebrionidae, Coleoptera) ermöglicht. Naturwiss. **39**, 575, 1952.

— Der qualitative Vitamintest mit dem Reismehlkäfer *Tribolium confusum* Duv. (Tenebrionidae, Coleoptera) als Testorganismus. Z. Vitamin-, Hormon- u. Fermentforschg. **5**, 358–369, 1953.

Hopp, H.: Histologische Veränderungen in den Organen der Kleiderlaus *(Pediculus vestimenti* N.) unter Einwirkung von Insecticiden (chlorierte Kohlenwasserstoffe). Zool. Jahrb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **64**, 267–322, 1953.

Hüsing, J.: Über einige Fälle von Darmausstülpung bei den Larven von *Bombyx mori* L. (Lep., Bomb.). Zool. Anz. **112**, 268–270, 1935.

Jochum, F. und A. Jung: Die Sekretion des Mitteldarmes von *Tenebrio molitor* L. und die Regulation des Wasserhaushaltes bei verschiedenen Temperaturen und Luftfeuchten. Z. vergl. Physiol. **38**, 391–412, 1956.

Koch, A.: Symbionten und Vitamine. Naturwiss. **21**, 543, 1933.

— Über das Verhalten symbiontenfreier *Sitodrepa*larven. Biol. Zbl. **53**, 199–203, 1933.

— Symbiose und Ernährung. Münchener Med. Wochenschr. **98**, 1309–1313, 1956.

— Die physiologische Bedeutung der Symbionten für den Wirtsorganismus. Verh. Dt. Ges. innere Med. 1957, S. 55–64.

Koch, A., K. Offhaus, I. Schwarz u. J. Bandier: Symbioseforschung und Medizin. Ein Beitrag zur Klärung des Wirkungsmechanismus des Vitamin B-Komplexes nebst einer kritischen Betrachtung zum „Vitamin T-Problem". Naturwiss. **38**, 339–345, 1951.

Kuehnelt, W.: Über den Bau des Insektenskelettes. Zool. Jahrb., Abt. Anat. u. Ontog. **50**, 219–278, 1928/29.

Leclercq, J.: Action vitaminique de la „dl-carnitine" chez „*Tenebrio molitor* L." (Insecte, Coléoptère). Arch. internat. Physiol. **62**, 101–108, 1954.

— New data about dl-carnitine as a growth factor for *Tenebrio molitor* larvae. Voeding **16**, 785–790, 1955.

— Importance de la carnitine dans la nutrition du *Gnathocerus cornutus* F. (Coléoptère, Tenebrionidae). Arch. internat. Physiol. Bioch. **65**, 337–345, 1957.

Magis, N.: Nutrition comparée des *Tribolium*. I. Elevage des *Tribolium (Tribolium confusum* Duv., *T. castaneum* Hbst., *T. destructor* Uyttenb.) dans seize espèces de céréales. Bull. Soc. Roy. Scien. Liege **11**, 402–420, 1954.

— Nutrition comparée des *Tribolium*. II. Importance du cholesterol et des facteurs de la levure dans la nutrition des larves de *Tribolium confusum* Duv., *T. castaneum* Hbst. et *T. destructor* Uyttenb. (Insectes, Coléoptères). Bull. Soc. Chim. biol. **36**, 681–690, 1954.

— Nutrition comparée des *Tribolium*. III. Action vitaminique de la dl-carnitine chez *Tribolium castaneum* Herbst (Insecte, Coléoptère). Arch. internat. Physiol. **62**, 505–511, 1954.

Murray, M., M. Cooper u. G. Fraenkel: Nutritive requirements of the smalleyed flour beetle, *Palorus ratzeburgi* Wissman (Tenebrionidae, Coleoptera). Physiol. Zool. **25**, 20–27, 1952.

Naton, E.: Über die Entwicklung des schwarzbraunen Mehlkäfers, *Tribolium destructor* Uyttenb. Teil I. Die Aufzucht von *Tribolium destructor* in natürlicher Diät. Z. ang. Entomol. **46**, 233–244, 1960.

— Über die Entwicklung des schwarzbraunen Mehlkäfers, *Tribolium destructor* Uyttenb. Teil II. Beitrag zur Metamorphose des Darmtraktus bei natürlicher und „synthetischer" Ernährung. Z. ang. Entomol. **47**, 256–274, 1960.

Patay, R.: Physiologie du cryptonephridism chez la larve du coléoptère *Tenebrio molitor* Bull. Soc. Zool. France **61**, 207–215, 1936.

Pryor, M.: On the hardening of the cuticle of insects. Proc. Roy. Soc. London, Ser. B. **128**, 394–406, 1939.

Richards, A.: The integument of arthropods. University of Minnesota press, Minneapolis, 1951.

— The cuticle of arthropods. Ergebnisse der Biologie **20**, 1–26, 1958.

Rosenthal, H. und T. Reichstein: Der Vitaminbedarf des amerikanischen Reismehlkäfers *Tribolium confusum* Duval. Z. Vitaminforschg. **15**, 341–367, 1944.

Silvo, O.: Rohmukuoriaisen *(Tribolium destructor* Uytt.) selluloosan sulattamiskyvystä. Ann. ent. fenn. Helsinki **15**, 135–138, 1949.
Wermel, E. und Z. Ignatiewa: Studien über Zellengröße und Zellenwachstum. III. Mitt.: Über die Veränderungen der Kerngröße bei Vergiftungen. Z. Zellforschg. u. mikr. Anat. **17**, 476–504, 1933.
Wigglesworth, V.: Transpiration through the cuticle of insects. J. exp. Biol. **21**, 97–114, 1945.
— Water relations of insects. Experientia **2**, 210–214, 1946.
— The structure and deposition of the cuticle in the adult mealworm, *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera). Quart. J. micr. Sci. **89**, 197–218, 1948.
Wigglesworth, V. und J. Gillet: The loss of water during ecdysis in *Rhodnius prolixus* Stal. (Hemiptera). Proc. Roy. Ent. Soc. London, Ser. A, **11**, 104–107, 1936.

Zweigstelle der Tschechoslowakischen Akademie
der landwirtschaftlichen Wissenschaften, Forstliche Versuchsanstalt
Banská Štiavnica, Tschechoslowakei

Zur Kenntnis der Raupenparasiten des Tannenknospenwicklers *Epinotia nigricana* H. S.

Von Miroslav Čapek

Mit 6 Abbildungen

Dem Tannenknospenwickler *Epinotia* (= *Epiblema*) *nigricana* H. S. als Kalamitätsschädling wendet man erst in letzter Zeit eine erhöhte Aufmerksamkeit zu. Ratzeburg (1866) beschreibt zwar schon ziemlich eingehend seine Bionomie und weist darauf hin, daß sein Fraß eine der Ursachen ist, welche die Kronen älterer Tannen verstümmelt und die sogenannten „Leuchterwipfel" hervorruft. Er erkannte auch schon die Wichtigkeit dieses Wicklers als Begleiters der beiden Kalamitätsschädlinge – *Choristoneura* (= *Cacoecia*) *murinana* Hb. und *Zeiraphera* (= *Semasia*) *rufimitrana* H. S. Bei den Übervermehrungen der letztgenannten Wickler verhindert nämlich *E. nigricana* durch die Vernichtung der Tannenknospen den Ersatz der verlorenen Assimilationsfläche. Seit Ratzeburg behandelte mit Ausnahme der kleineren Beiträge von Czech (1880) und Tubeuf (1934) fast keine Arbeit den Tannenknospenwickler. Erst in den Arbeiten von Franz (1949) und vornehmlich in jenen von Patočka (1948, 1950, 1960 a, b) finden wir genaue Angaben über die Bionomie, Raupenfraß und wirtschaftliche Bedeutung des Schädlings. Trotzdem kann man noch immer eine Unterschätzung der von *Epinotia nigricana* an der Tanne verursachten Schäden antreffen (cf. Schwerdtfeger 1957, Pfeffer 1955). Ich möchte daher an Hand einiger Angaben von verschiedenen Lokalitäten aus dem mittelslowakischen Kalamitätsgebiet von *C. murinana* die Rolle von *E. nigricana* in den slowakischen Tannenwäldern beleuchten. Aus den 81 1 m langen 1956–57 untersuchten Probezweigen wurden durchschnittlich 32 Raupen von *E. nigricana* pro Zweig festgestellt. Bei der Voraussetzung, daß ein 1 m langer Tannenzweig 100–500 Knospen hat und ferner, daß die Schädlingsraupe nach Franz (1949) 5 und nach Patočka (1950) sogar bis 10 Knospen (je nach ihrer Größe) vernichtet, kann man diesen Wickler keinesfalls unter die belanglosen Tannenschädlinge einreihen.

An dieser Stelle möchte ich für die Unterstützung meiner Arbeit meinen ergebensten Dank ausdrücken: Dr. Patočka für wertvolle Hinweise, Dr. G. E. J. Nixon für die Bestimmung von *Apanteles*-Arten, Dr. Šedivy und Dr. Obrtel für jene von Ichneumoniden, Dr. Boučeк für jene von Chalcidoidea, Dr. Zwölfer für die freundliche sprachliche Durchsicht des Manuskriptes, der Frau Vikisály für die Pflege der Raupenzuchten und Frau Králová für die Reinschrift der graphischen Darstellungen.

Übersicht über die bisherigen Kenntnisse der Parasiten

Auch in dieser Hinsicht war *E. nigricana* bisher nur sehr lückenhaft bekannt. Weder bei Ratzeburg (1866–68), der in seinen Werken den parasitischen Hymenopteren recht viel Aufmerksamkeit zugewandt hat, noch bei Franz (1949), der sich doch mit den Fragen der biologischen Bekämpfung speziell befaßt, noch bei den übrigen angeführten Autoren kann man keine Erwähnung der Parasiten auffinden. Erste Angaben gibt es in der allgemeinen Parasitenliste von Schütze und Roman (1931), welche wahrscheinlich auch Meier (1936) in seiner Ichneumonidenwirtsliste benutzt hat. Die erste quantitative Untersuchung der Raupenparasitierung (nur von 40 Raupen) bringt Patočka (1950). Nähere Angaben über die Bionomie wurden erst in meinem ersten Beitrag zu diesem Thema veröffentlicht (Čapek 1956). Schließlich hat uns Zwölfer (in litt.) über die Ergebnisse seiner Untersuchungen der Parasitierung freundlich informiert. Alle bisher bekannten Parasitenangaben sind in Tabelle 1 zusammengetragen.

Methodik und Material

In den Jahren 1955–1959 wurden insgesamt rund 7000 Raupen in 230 Zuchten auf die Parasitierung hin untersucht. Den größeren Teil der Raupen habe ich mit Hilfe von Photeklektoren (Patočka 1958) gewonnen, die in unserem Institut von Februar bis April für die Winterkontrolle von *C. murinana* und *E. nigricana* angewendet werden. In einem Photeklektor wurden drei 1 m lange Tannenzweige, und zwar je drei Zweige aus der oberen, mittleren und unteren Krone von einem Probebaum untersucht. Die Raupen von jedem Photeklektor habe ich gesondert gezüchtet. Dieses Verfahren hatte zwar den großen Vorteil, daß die Zahlen der herausgekrochenen Raupen direkt als absolute Angaben für den Vergleich der Populationsdichte des Schädlings in einzelnen Kronenschichten bzw. Probebäumen und Beständen dienen konnten, aber es brachte auch den Nachteil mit sich, daß die Raupenzahlen in den einzelnen Zuchten großen Schwankungen unterlagen (von einigen bis 150 und mehr Raupen). Es ermöglichte auch den Vergleich der Parasitierungsprozente in verschiedenen Kronenschichten. Die herauskriechenden Raupen wurden im Protokoll registriert und in Glasbehältern mit frischen Knospen gefüttert. In einem Behälter wurden maximal 50 Raupen gezüchtet. In den Zuchten, wo die Raupen stets eine genügende Menge von frischen Knospen zur Verfügung hatten, wurde nur eine geringe nichtparasitäre Mortalität festgestellt. Wo diese Fütterung, wenn auch nur für einige Tage, versäumt wurde, ergab sich eine hohe Mortalität. Man kann durchaus folgern, daß die Raupen von *E. nigricana* in den Zuchten ziemlich empfindlich sind. Seit dem Jahre 1959 werden daher die Raupen einzeln in Glastuben gezüchtet; diese Methode erwies sich als die beste, sie ist aber für größere Mengen von Raupen sehr langwierig. Jede Zucht wurde täglich kontrolliert und protokolliert, um die Phänologie des Schlüpfens der Parasiten sowie der Falter erfassen zu können. Die geschlüpften Parasiten wurden mit Zucker- oder Honig-Lösung gefüttert, damit die Länge ihres imaginalen Stadiums festgestellt werden konnte. Bei den häufigeren Schmarotzern wurde die Art der Kopulation und der Eiablage untersucht. Neben den aus

Tabelle 1

Übersicht aller bisher bekannten Parasiten von *Epinotia nigricana* H. S.

Befallenes Wirtsstadium	Parasitenart	Schütze & Roman, 1931	Meier, 1936	Patocka, 1948, 1950	Zwölfer, in litt.	Capek, 1956	Capek, 1959	Neuere Beobachtungen
P	*Pimpla flavicoxis* Thoms.							×
L	*Ephialtes sagax* Htg.						×	×
L	*Lissonota buclianae* Htg.							×
L	*Lissonota dubia* Hlgr.						×	
L	*Lissonota errabunda* Hlgr.					×		
L	*Lissonota folii* Thoms.					×	×	
L	*Lissonota nigra* Brischke							×
L	*Lissonota transversa* Bridgm.					×		
L	*Lissonota* sp.				×			
Hyp	*Mesochorus longicauda* Th.						×	
Hyp	*Mesochorus anthracinus* Kriechb.							×
L	*Omorga abbreviata* Brischke					×		
L	*Omorga atramentaria* Schmied.							×
L	*Omorga fauna* Grav.							×
L	*Omorga mutabilis* Hlgr.			×		×	×	
L	*Omorga rothi* Hlgr.						×	×
L	*Omorga* sp.				×	×	×	
L	*Horogenes tenuipes* Th.						×	
L	*Horogenes ? varians* Brischke							×
L	*Horogenes* sp.						×	
P	*Herpestomus flavoclypeatus* Strobl.						×	×
L	*Phygadeuon infernalis* Ruthe						×	×
Hyp	*Hemiteles pulchellus* Grav.							×
Hyp	*Hemiteles similis* Gmel.						×	×
Hyp	*Hemiteles* sp.						×	
P	*Phaeogenes osculator* Thunb.				×			
	Ichneumonidae insgesamt	1	1	1	3	6	13	13
L	*Bracon stabilis* Wesm.	×						×
L	*Bracon* sp.							×
L	*Apanteles ater* Ratz.			×				
L	*Apanteles longicauda* Wesm.			×	×	×	×	×
L	*Apanteles murinanae* Čap. & Zwölf.						×	×
L	*Apanteles pilicornis* Thoms.							×
L	*Apanteles* sp.							×
L	*Eubadizon extensor* L.	×		×			×	×
L	*Meteorus confinis* Ruthe					×	×	×
	Braconidae insgesamt	2	—	3	1	2	4	8
L	*Eulophus aeneicoxa* Thoms.							×
Hyp	*Habrocytus ? eucerus* Ratz.						×	×
Hyp	*Elasmus albipennis* Thoms.							×
	Chalcidoidea insgesamt	—	—	—	—	—	1	3
	Parasiten insgesamt	3	1	4	4	8	18	24

L = Raupenparasit
P = Puppenparasit
Hyp = Hyperparasit

den Photeklektoren gewonnenen Raupen, bei denen nur jene Parasitenarten festgestellt werden können, die ihren Wirt noch vor der Überwinterung anstechen, wurden auch einige Proben erwachsener Raupen kurz vor der Verpuppung gesammelt, um auch die Parasiten, die den Schädling im Frühling anstechen, festzustellen. Diese Raupen gewann man durch das Abbrechen der besetzten Knospen. Nach Beendigung wurden alle Zuchten sorgfältig durchgesucht und alle Knospen zerschnitten. Die Analyse der Mortalitätsursachen stützte sich auf die dabei gefundenen Parasitenkokons und Raupenreste.

Der Parasitenkomplex

Alle von uns gezogenen Parasiten sind in der Tabelle 1 angeführt. Sie gehören ohne Ausnahme zu den Hymenopteren, und zwar zu drei Familien: Ichneumoniden, Braconiden und Chalcididen. Über die Häufigkeit, prozen-

Tabelle 2

Übersicht aller erzogenen Parasiten von *Epinotia nigricana* H. S. nach Zahl, Geschlecht und relativer Vertretung in den Proben

Parasitenart	♂♂	♀♀	insgesamt	%	Konstanz einzelner Arten in Proben in %
Lissonota buolianae Htg.	247	253	500	70,5	67
Lissonota nigra Brischke	14	79	93		
Omorga atramentaria Schmied.	37	34	71		
Omorga rothi Hlgr.	22	27	49	14,4	22
Omorga fauna Grav.	1	—	1		
Apanteles longicauda Wesm.	35	26	61		
Apanteles murinanae Čap. & Zwölf.	15	12	27	10,9	24
Apanteles pilicornis Thoms.	2	1	3		
Apanteles sp.	1	—	1		
Mesochorus anthracinus Kriechb.	9	5	14	1,6	4
Eubadizon extensor L.	1	5	6	1	3
Horogenes? varians Brischke	1	3	4	1	2
Pimpla flavicoxis Thoms.	1	—	1	1	1
Ephialtes sagax Htg.	1	—	1	1	1
Herpestomus flavoclypeatus Strob.	1	—	1	1	1
Phygadeuon infernalis Ruthe	—	1	1	1	1
Hemiteles similis Gmel.	—	1	1	1	1
Hemiteles pulchellus Grav.	—	1	1	1	1
Bracon stabilis Wesm.	1	—	1	1	1
Bracon sp.	1	—	1	1	1
Meteorus confinis Ruthe	1	—	1	1	1
Eulophus aeneicoxa Thoms.	—	1	1	1	1
Habrocytus? eucerus Ratz.	—	1	1	1	1
Elasmus albipennis Thoms.	—	1	1	1	1
Summe	391	451	842		

Bemerkung: In dieser Tabelle sind sämtliche erzogenen Parasiten angeführt, also auch solche aus den kleineren, nicht genau protokollierten Zuchten. Die Gesamtzahl ist darum höher als in den folgenden Tabellen, in welche nur die Parasiten von protokollierten Zuchten eingereiht wurden.

tuale Vertretung, Geschlechtsverhältnisse sowie die Regelmäßigkeit des Auftretens der einzelnen Arten gibt Tabelle 2 Auskunft. Von 6834 Raupen, die in 230 kontrollierten Zuchten von 22 Lokalitäten aus der Mittel- und Ostslowakei untersucht wurden, sind insgesamt 809 Parasitenindividuen geschlüpft, was einer 11,8prozentigen Parasitierung entspricht. Dieses relativ niedrige Parasitierungsprozent kann man zwar teilweise als Folge ziemlich hoher Raupenmortalität in den Zuchten, die manchmal 50% überschritten hat, erklären, aber andererseits muß festgestellt werden, daß das Parasitierungsprozent auch in gesunden Zuchten nur ausnahmsweise höher als 40% war. Folglich darf man schließen, daß die wirkliche durchschnittliche Parasitierung der *E. nigricana*-Raupen etwa zwischen 20–30% liegt. Im ganzen schwankte sie in den einzelnen Zuchten von 0–50%.

Die Art der Probengewinnung ermöglichte mir auch die Verfolgung der Parasitierungshöhe in den einzelnen Kronenschichten. Die betreffenden Zahlenwerte habe ich durch den PEARSONschen Test überprüft.

Tabelle 3

	Parasitierte Raupen	Nicht parasitierte Raupen	Summe
Obere Krone	167 (162)	1403 (1408)	1570
Mittlere Krone	164 (172)	1507 (1499)	1671
Untere Krone	121 (118)	1028 (1031)	1149
Summe	452	3938	4390

(in den Klammern sind die theoretisch erwarteten Werte angeführt)

Die Summe von χ^2 beträgt 0,388, was viel niedriger ist als 5,99 (der Tabellenwert von χ^2 für zwei Freiheitsgrade). Man muß also mit mehr als 95prozentiger Wahrscheinlichkeit folgern, daß die Unterschiede in den Parasitierungsprozenten in den einzelnen Kronenschichten statistisch ungesichert sind. Hierfür liegen zwei Erklärungsmöglichkeiten vor: entweder ist die Tätigkeit der Parasiten nicht vertikal begrenzt und in einzelnen Kronenschichten nicht verschieden beeinflußt oder es werden bestehende Unterschiede durch die Migration der Raupen beim Suchen nach neuen Knospen sekundär verwischt.

Es wurde versucht, die Tendenz des Parasitierungsprozentes während der untersuchten fünf Jahre auszuwerten. Darum habe ich die fünfjährigen Ergebnisse übersichtlich zusammengestellt.

Tabelle 4

Jahr	Parasitierungsprozent	Mortalitätsprozent (ohne Parasiten)	Zahl der untersuchten Raupen
1955	12,3	43	358
1956	6,3	47	2219
1957	18,3	36	1514
1958	8,0	72	980
1959	15,0	43	1763
D	11,8	47	Summe 6834

Auf den ersten Blick kann man kaum eine klare Tendenz feststellen.

Um die Unterschiede während der einzelnen Jahre statistisch zu überprüfen, benutzte ich wiederum den PEARSONschen Test.

Tabelle 5

Jahr	Parasitierte Raupen	In den Zuchten abgestorbene Raupen	Summe
1955	44 (40)	154 (158)	198
1956	140 (236)	1043 (947)	1183
1957	283 (166)	547 (664)	830
1958	78 (160)	724 (642)	802
1959	264 (207)	770 (827)	1034
Summe	809	3238	4047

(in den Klammern sind die theoretisch erwarteten Werte angeführt)

Die Summe von χ^2 beträgt 220,5, was vielfach den Tabellenwert 13,28 (für 1 % Sicherung und 4 Freiheitsgrade) übertrifft. Das bestätigt die statistische Sicherung der Assoziation zwischen dem Parasitierungsgrad und der nichtparasitären Sterblichkeit bei der Voraussetzung, daß beide Mortalitätsfaktoren unabhängig voneinander sind. Diese Unterschiede sind ohne Zweifel durch die Auswahl der Sammellokalitäten (nicht in allen Jahren wurden dieselben Lokalitäten untersucht) sowie durch die Mortalität in den Zuchten beeinflußt. Aus der Tabelle 4 ist sichtbar, daß gewöhnlich dem niedrigsten Parasitierungsprozent das höchste Mortalitätsprozent und umgekehrt entspricht. Wenn man alle diese Umstände erwägt, darf man vermuten, daß das Parasitierungsprozent mit der Dauer der Vermehrung von *E. nigricana* langsam steigt.

In den Laborzuchten habe ich auch die Phänologie des Schlüpfens der einzelnen Parasitenarten verfolgt, und zwar gesondert für jedes Geschlecht. Die Ergebnisse von allen Zuchten wurden zusammengestellt und graphisch dargestellt. (Diagr. 1–5.) Die Schlüpftermine der Parasiten werden dabei auf die der Falter bezogen. Die Diagramme sind in der Weise zusammengestellt worden, daß vom Schlüpfdatum der „Mittelfalter" ausgegangen worden ist. Wenn z.B. 27 Falter aus der Zucht schlüpften, bin ich von jenem Tag ausgegangen, in welchem der 14. geschlüpft ist, und von diesem Tage wurden nach vor- und rückwärts die Schlüpftermine der Parasiten aufgetragen. Die festgestellten Resultate gelten für die Laborverhältnisse, die freilich einigermaßen von denen in der Natur abweichen. In der Natur schwanken diese Termine wahrscheinlich in breiteren Grenzen und deshalb besitzen unsere Ergebnisse nur eine relative Gültigkeit.

Bemerkungen über einzelne Parasitenarten

1. *Lissonota buolianae* Htg. und *L. nigra* Brisch.: aus der Gattung *Lissonota* Grav. sind als *nigricana*-Parasiten folgende weitere Arten bekannt: *L. transversa* Bridgm. (SCHÜTZE und ROMAN 1931, MEIER 1936), *L. folii* Thoms., *L. errabunda* Hlgr. und *L. transversa* Bridgm. (ČAPEK 1956), *L. folii* Thoms. und *L. dubia* Hlgr. (ČAPEK 1959) und schließlich *Lisso-*

nota sp. (Zwölfer in litt.). Es werden also insgesamt mindestens 6 „Arten" genannt. Die meisten erwähnten Arten werden im Sinne von Schmiedeknecht (1928–36) aufgefaßt. Dazu ist zu bemerken, daß die taxonomische Situation in der Gattung *Lissonota* zur Zeit sehr unübersichtlich ist und das manche Arten wahrscheinlich zusammengezogen werden müssen. Alle genannten Arten sind untereinander sehr ähnlich und vornehmlich in der Färbung, aber teilweise auch in der Skulptur sehr variabel. Dr. Šedivy, der mein zahlreiches Material untersucht hatte, hat dieses in zwei Arten – *L. buolianae* Htg. und *L. nigra* Brisch. eingereiht. Aber auch diese zwei Arten variieren sehr und sind untereinander ähnlich, so daß es nicht ganz einfach ist, sie zu trennen. Aus praktischen Gründen behandle ich im Folgenden beide gemeinsam, weil in der Bionomie beider Arten wahrscheinlich mehr Gemeinsames als Verschiedenes ist.

Die Ichneumonide ist ein solitärer Endoparasit, der seinen Wirt als junge Raupe noch vor der Überwinterung ansticht, was daraus hervorgeht, daß sie aus dem im Winter gesammelten Raupen regelmäßig gezogen wurde. Zur Untersuchung der Eiablage und des Ausspürens des Wirtes durch die weiblichen Parasiten wurden den Weibchen, die ich vorher mit den Männchen kopulieren ließ, teils frei kriechende Raupen, teils mit Raupen besetzte Knospen sowie verlassene und gesunde Tannenknospen vorgelegt. Hin und her kriechende Raupen sowie gesunde Knospen berücksichtigten die Weibchen nicht, sie betrillerten aber mit den Antennen eifrig die besetzten sowie verlassenen Knospen. Manchmal habe ich beobachtet, wie sie ihren Legebohrer durch das Einbohrloch der Raupe in die Knospe eingeführt und vielleicht auch ein Ei abgelegt haben. Die betroffenen Wirtsraupen wurden nicht gelähmt und entwickelten sich weiterhin normal. Die meisten von ihnen verpuppten sich, aber einige gingen auch ein. Man kann dies dadurch erklären, daß es sich um die Raupen des vorletzten oder letzten Stadiums gehandelt hat, während in der Natur die ersten Stadien angestochen werden müssen. Die Raupen werden also direkt in den Knospen von den Parasiten aufgesucht. Die Larve des Parasiten hat eine lange Entwicklung und verläßt den Wirt erst in seinem letzten Entwicklungsstadium. Im ganzen ist bei den parasitierten Raupen die Entwicklungszeit um eine Woche verlängert. Nach dem Verlassen der erwachsenen Wirtsraupe verbleibt die Larve des Parasiten in den meisten Fällen in der ausgefressenen Knospe, wo sie einen weichen, durchsichtigen, hell orangegelb bis dunkel orangebraun gefärbten Kokon ohne Äquatorialgürtel bildet. Das Schlüpfloch ist unregelmäßig und liegt etwas seitwärts vom Kokonpol. An dem entgegengesetzten Pol scheinen die Exuvie und die Exkremente der Larve schwärzlich durch.

Wie aus dem Diagramm 1 sichtbar ist, kulminiert das Schlüpfen der Männchen gleichzeitig mit dem der Falter, wobei das Schlüpfen der Weibchen um eine Woche später erfolgt. Beim Füttern mit Honiglösung blieben die Weibchen bis zu einem Monat am Leben. Sehr wichtig ist die Frage, ob es sich um eine univoltine oder polyvoltine Art handelt. In Anbetracht der unsicheren taxonomischen Begrenzung dieser Art muß man alle Wirtsangaben aus der Literatur mit Vorsicht annehmen und sich nur auf eigene Beobachtungen stützen. Ich habe systematisch die Parasitierung verschiedenster Tannenraupen und gelegentlich auch der Raupen

von anderen Pflanzenarten aus den Tannenwäldern untersucht. Als einziger weiterer Wirt fand sich *Zeiraphera rufimitrana* H. S., bei welcher *L. buolianae* Htg. als zweithäufigster Raupenparasit auftritt. Das stellt ein klassisches Beispiel einer Koinzidenz in Raum und Zeit zwischen dem Vorhandensein geschlechtsreifer Parasiten und dem Auftreten angreifbarer Larvenstadien dieser zwei ökologisch mit der Tanne verbundenen Wicklerarten dar. Wenn die Generation von *E. nigricana* schwärmt, stehen die Raupen von *Z. rufimitrana* in geeigneten Entwicklungsstufen

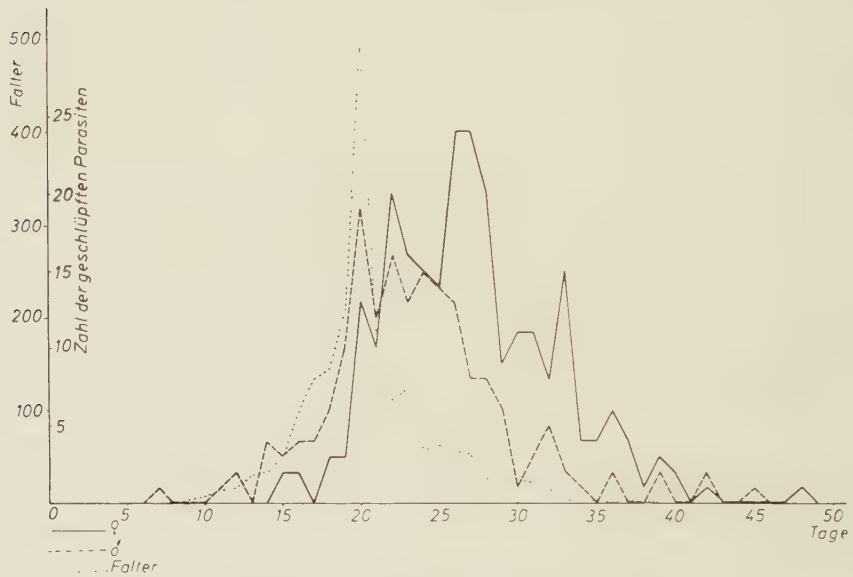


Abb. 1. Phänologie des Schlüpfens von *Lissonota*-Arten

(Junglarve) zur Verfügung. Wenn dagegen die zweite Generation aus dem zweiten Wirt schwärmt, befinden sich die Raupen von *E. nigricana* wiederum in den ersten Entwicklungsstadien.

Diese Ichneumonide wurde als die weitaus häufigste Parasitenart festgestellt, die zu mehr als 70% an der Gesamtparasitierung beteiligt war. Sie war in 67% aller Proben vertreten. Diese relativ ziemlich niedrige Konstanz kann durch die geringe Größe einiger Zuchten erklärt werden und man kann voraussetzen, daß der Parasit wahrscheinlich bei der Untersuchung größerer Zuchten fast konstant auftreten wird. Die *Lissonota*-Arten sind also nicht nur die häufigsten und wichtigsten sondern auch konstantesten Parasiten von *E. nigricana*. Das Geschlechtsverhältnis betrug ungefähr 2♂♂ : 3♀♀.

2. *Omorga atramentaria* Schmied., *O. rothi* Hlgr. und *O. fauna* Grav.: Aus dieser Gattung sind ferner folgende Arten als Parasiten von *E. nigricana* bekannt: *O. mutabilis* Hlgr. (Patočka 1950), *O. abbreviata* Brisch., *O. mutabilis* Hlgr. (Čapek 1956), *O. mutabilis* Hlgr., *O. rothi* Hlgr. (Čapek 1959) und schließlich *Omorga* sp. (Zwölfer in litt.). Die taxonomischen Verhältnisse in der Gattung *Omorga* Thoms. liegen sehr ähnlich wie bei *Lissonota* Grav. Ich folge der Determination von Dr. Šedivy, der mein Material revidierte. Es handelt sich nach diesem Spe-

zialisten um zwei leicht unterscheidbare Arten (*atramentaria* Schmied. hat gelbe Bauchfalte, *rothi* Hlgr. orangerote), die dritte Art ist selten und der ersten sehr ähnlich.

Die *Omorga*-Arten sind, ähnlich wie *Lissonota*, solitäre Endoparasiten und stechen die Wirtsraupen noch vor der Überwinterung an. Nach meinen Beobachtungen suchen die Weibchen den Wirt direkt in den Knospen auf. Die Parasitenlarve verläßt die Wirtsraupe in ihrer letzten Entwicklungsstufe und verbleibt in der Knospe, wo sie ihren schmutzig-weißen,

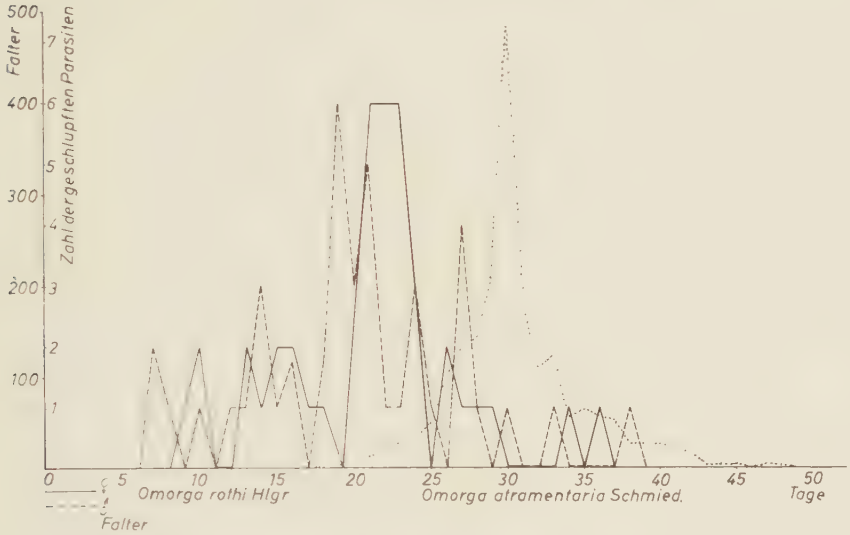


Abb. 2. Phänologie des Schlüpfens von *Omorga*-Arten

meistens schwach durchsichtigen Kokon spinnt. Sie schlüpft aus ihm durch ein unregelmäßiges Ausbohrloch, das etwas seitwärts vom Pol liegt. Am gegenüberliegenden Pol scheinen die Exuvie und die Exkremente der Larve dunkel durch; ein Äquatorialgürtel ist nicht ausgebildet. Wie man aus Diagramm 2 sehen kann, kulminiert das Schlüpfen der Männchen 11 Tage vor dem der Falter, die Weibchen schlüpfen um 3–4 Tage später als die Männchen. *Omorga rothi* Hlgr. ist eine frühere Art als *O. atramentaria* Schmied., aber der Unterschied beträgt nur einige Tage. Die Weibchen bleiben, wenn sie gefüttert werden, ziemlich lange am Leben, einige Exemplare habe ich länger als drei Monate in der Zucht gehabt.

Sehr schwierig ist die Frage der Generationsverhältnisse dieser Arten. Wegen der taxonomischen Unklarheiten in der Gattung *Omorga* Thoms. kann man sich hierbei nicht auf die Literaturangaben stützen. Unter zahlreichen Wirtsraupen aus dem Kalamitätsgebiet, deren Parasitierung ich verfolgt habe, war *O. atramentaria* nur bei *Zeiraphera rufimitrana* H. S., und *O. rothi* beim Buchenwickler, *Pammene weirana* Dougl. festzustellen. Der erste Wirt kommt als Zwischenwirt, der zweite als Nebenwirt vor. Da die Imagines dieser Ichneumoniden ziemlich lange leben können, neige ich der Ansicht zu, daß es sich um fakultativ univoltine Arten handelt, die die Periode, während der *E. nigricana* als Imago und Ei auftritt, im imaginalen Stadium überleben können.

Was ihre Bedeutung betrifft, so stehen sie (beide Arten zusammen) mit ihren 14,4% unter allen Parasiten an zweiter Stelle. Sie traten praktisch in jeder vierten Zucht auf. Das Geschlechtsverhältnis ist rund 1 : 1.

3. *Apanteles longicauda* Wesm., *A. murinanae* Čap. & Zwölf. und *A. pilicornis* Thoms.: in der Literatur wird *A. longicauda* Wesm. und *A. ater* Ratz. (Patočka 1950), die erste Art auch von Zwölfer (in litt.) erwähnt.

Die genannten *Apanteles*-Arten sind solitäre Endoparasiten, von denen die zwei ersten den Wirt noch vor der Überwinterung anstechen. Die dritte Art, die sonst selten ist, habe ich nur in einem Falle, und zwar aus einer Probe erwachsen gesammelter Raupen, erzogen. Es kann darum nicht ausgeschlossen sein, daß sie die Wirtsraupen erst im Frühling ansticht. Bei *A. longicauda* habe ich die Art des Aufspürens der Wirtsrau-

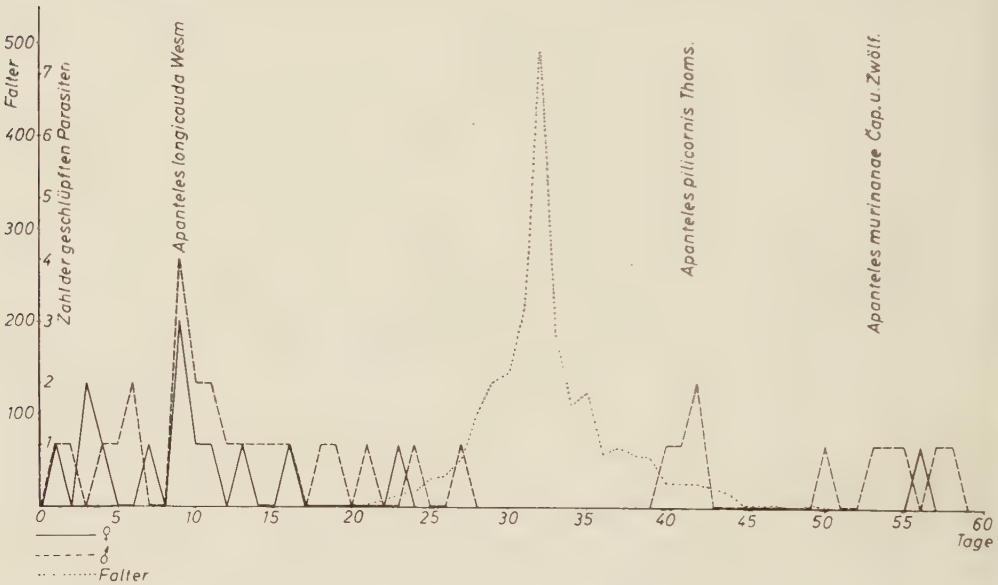


Abb. 3. Phänologie des Schlüpfens von *Apanteles*-Arten

pen zu beobachten versucht. Es gelang mir aber nicht, die Weibchen nach der Kopulierung bei der Eiablage zu beobachten. Sie verschmähen die Raupen, sowie die besetzten oder verlassenen Knospen. Vielleicht sind sie lediglich an die ersten Raupenstadien adaptiert. Die Larve von *A. longicauda* verläßt die vorletzte, jene von *A. murinanae* die letzte Entwicklungsstufe der Wirtsraupen. Der Kokon ist bei allen drei Arten weiß und befindet sich immer in einer ausgefressenen Knospe. Die Adulten beißen beim Schlüpfen einen regelmäßigen Deckel ab.

Nach Diagramm 3 kulminiert das Schlüpfen bei *A. longicauda* 23 Tage vor dem der Falter, bei *A. pilicornis* 10 Tage und bei *A. murinanae* sogar 24 Tage nach dem Kulminationspunkt des Falterschlüpfens. Beide Geschlechter schlüpfen praktisch gleichzeitig.

A. longicauda ist wahrscheinlich multivoltin, die Art ist von verschiedenen Microlepidopteren bekannt, während *A. murinanae* univoltin sein dürfte. Die dritte Art, *A. pilicornis*, wird bisher nur von Pterophoriden angeführt.

Zusammen nehmen die Angehörigen der Gattung *Apanteles* rund 11% aller Parasiten ein, sie wurden in einem Viertel aller Zuchten vorgefunden.

4. *Eubadizon extensor* L.; diese Braconidenart wurde schon von SCHÜTZE und ROMAN (1931) unter dem Namen *E. pectoralis* Nees und von PATOČKA (1950) angeführt.

Sie ist ein Solitärendoparasit. Sie sticht die Wirtsraupen noch vor der Überwinterung an und verläßt sie in ihrem letzten Entwicklungsstadium. Den hell oder dunkler orangebraunen Kokon bildet sie direkt in der Knospe; sie schlüpft durch ein regelmäßiges Loch seitwärts des Kokonpoles.

Sie ist als Parasit einer ganzen Reihe von Tortriciden bekannt und hat zweifellos mehrere Generationen im Jahre. Für *E. nigricana* ohne größere Bedeutung.

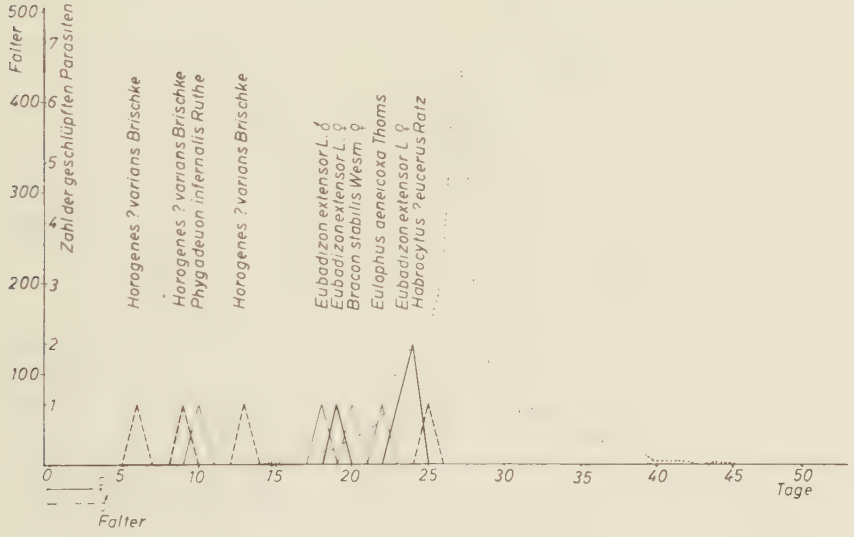


Abb. 4. Phänologie des Schlüpfens der übrigen Parasitenarten

5. *Horogenes? varians* Brisch.; außerdem wird aus dieser Gattung noch *H. tenuipes* Thoms. (ČAPEK 1959) erwähnt. Wegen der schwierigen taxonomischen Situation in der Gattung *Horogenes* Först. ist die genaue Determinierung kaum möglich.

Die Art ist ein solitärer Endoparasit. Ich habe sie aus den im Winter gesammelten Raupen gezogen, die also schon im Herbst angestochen werden mußten. Für *E. nigricana* praktisch ohne Bedeutung.

6. *Ephialtes sagax* Htg.; diese Art habe ich nur einmal aus einer Probe von erwachsenen Raupen gezogen, die ich kurz vor der Verpuppung gesammelt habe. Ich vermute also, daß sie die älteren Raupenstufen nach der Überwinterung ansticht. Es handelt sich um einen solitären Endoparasiten.
7. *Phygadeuon infernalis* Ruthe; auch diesen Ichneumoniden habe ich nur einmal aus einer kurz vor der Verpuppung gesammelten Raupenprobe gezogen. Die Eiablage findet also höchstwahrscheinlich erst im Frühling statt. Die Art ist ein solitärer Endoparasit der Raupen.

8. *Bracon stabilis* Wesm., *Bracon* sp.; aus dieser Braconidengattung ist schon *B. stabilis* von Schütze und Roman (1931) als Parasit von *E. nigricana* erwähnt. Ich besitze drei Männchen aus einer vor der Verpuppung gesammelten Raupe. Es handelt sich also um einen gregären Ektoparasiten, der die Wirtsraupen nach der Überwinterung ansticht.

   Die zweite nicht näher bestimmte Art ist dagegen ein Solitärparasit, der in einem Exemplar aus derselben Zucht erhalten wurde. Sie ist viel größer als die erste.
9. *Meteorus confinis* Ruthe; ein solitärer Endoparasit, den ich nur in einem männlichen Exemplar erzogen habe. Diese Braconide sticht den Wirt noch vor der Überwinterung an. Der Kokon ist weichhäutig, durchsichtig weiß.
10. *Eulophus aeneicoxa* Thoms.; ein solitärer Endoparasit, den ich aus einer im Winter gewonnenen Raupe erzogen habe. Diese Chalcidide ist als Parasit des Schädlings ohne Bedeutung.

Die Hyperparasiten

11. *Mesochorus anthracinus* Kriechb.; aus dieser Hyperparasitengattung wird noch *M. longicauda* Thoms. (Čapek 1959) erwähnt.

    Diese Art parasitiert die *Lissonota*-Arten und wahrscheinlich auch *Omorga*-Arten. Der Sekundärwirt wird noch vor der Überwinterung befallen, also als Larvalstadium in der Wirtsraupe. Die Larve des primären Parasiten entwickelt sich normal, bildet sogar den Kokon, aus welchem aber dann der Hyperparasit schlüpft. Hinsichtlich der Phänologie siehe Diagramm 5.

    M. anthracinus ist zwar die häufigste Hyperparasitenart, aber sie besitzt keine größere Bedeutung. Die Hyperparasitierung überschreitet kaum 2%. An einigen Lokalitäten fehlt diese Art überhaupt, an anderen ist sie häufiger.
12. *Hemiteles pulchellus* Grav., *H. similis* Gmel.; die erste Art wurde aus der Zucht der im Frühling gesammelten Raupen erzogen, und zwar wahrscheinlich aus einem *Apanteles*-Kokon. Der Wirt wird im Frühling angestochen. Im Gegenteil dazu muß die zweite Art als Larve überwintern, da ich sie aus den aus Photeklektoren gewonnenen Raupen erhielt. Es handelt sich um einen Parasiten von *Lissonota*- oder *Omorga*-Arten.
13. *Habrocytus? eucerus* Ratz.: diese Chalcide habe ich aus einem im Frühling gesammelten Kokon von *Omorga* sp. erhalten. Die Chalcide sticht wahrscheinlich erst die Kokons ihres Wirtes an.
14. *Elasmus albipennis* Thoms.: diese Chalcide ist als Parasit einiger *Apanteles*-Arten bekannt. Ich habe drei ♀♀ aus einem Kokon von *Apanteles* (höchstwahrscheinlich *longicauda* Wesm.) erzogen.

Die Puppenparasiten

Der Vollständigkeit wegen führe ich auch die festgestellten Puppenparasiten an, obwohl diese Arbeit lediglich den Raupenparasiten gewidmet ist. *E. nigricana* verpuppt sich nämlich in der Bodenstreu, aber ausnahmsweise auch am Fraßort und gerade hier habe ich zwei Puppenparasiten gewonnen.

15. *Pimpla flavicoxis* Thoms. und

16. *Herpestomus flavoclypeatus* Strobl.: beide Arten gehören zu den weniger häufigen Ichneumoniden und darum kommen sie als wichtigere Parasiten von *E. nigricana* kaum in Betracht.

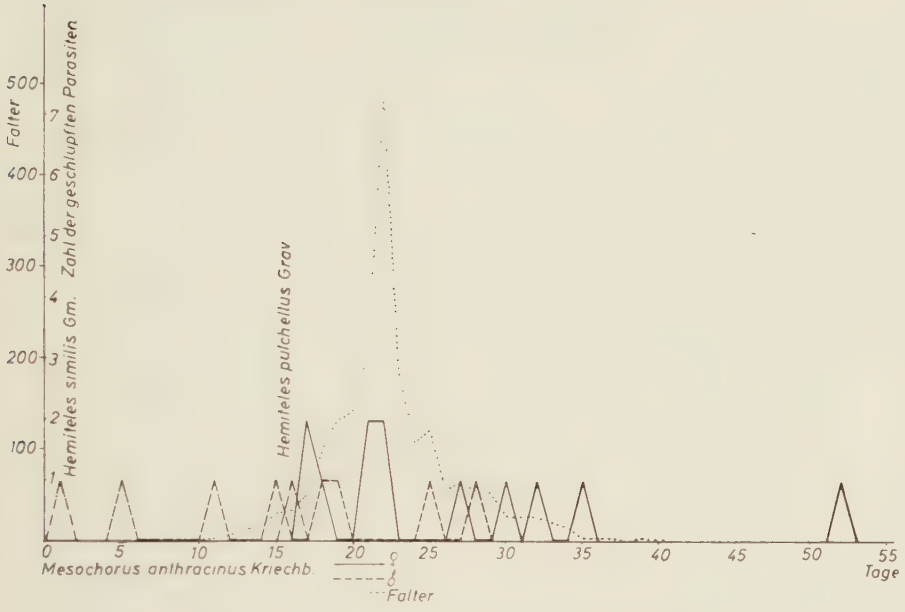


Abb. 5. Phänologie des Schlüpfens von Hyperparasiten

Schließlich hat Zwölfer (in litt.) *Phaeogenes osculator* Thunb. aus der Bodenstreu mit den Puppen von *E. nigricana* gezogen.

Synparasitische Beziehungen zwischen E. nigricana und anderen Tannenlepidopteren

Unter der Bezeichnung „synparasitische Beziehungen" verstehe ich die gegenseitigen Beziehungen der Wirtsarten im Hinblick auf ihre Parasiten (Čapek 1959). Die erste Voraussetzung für die Verwirklichung dieser Beziehungen stellt die Koinzidenz in Raum und Zeit (Thalenhorst 1950) dar, aber es liegt hier eben nur eine Voraussetzung vor. Eine ebenso wichtige Rolle spielen die systematische Zugehörigkeit des Wirtes, seine Bionomie usw.

Da ich die Parasitierung fast aller Tannenlepidopteren untersucht habe, bin ich imstande, mich mit den synparasitischen Beziehungen zwischen *E. nigricana* und anderen Arten zu befassen. Vor allem habe ich festgestellt, daß diese lediglich auf die Tortriciden begrenzt bleiben. Aus keinem Zugehörigen einer anderen Familie habe ich einen mit *E. nigricana* gemeinsamen Parasiten erzogen.

Dies ist vornehmlich interessant bei *Blastotere sergiella* Ratz. (= *Argyresthia illuminatella* Fisch.), die doch in ähnlicher Weise die Tannenknospen ausfrißt. Aber auch unter den Tortriciden ist die Koinzidenz in Raum und Zeit nicht der dominierende Faktor. Diese existiert nämlich fast ideal zwischen *E. nigricana* und *Choristoneura murinana* und trotzdem haben wir

nur sehr wenig gemeinsame Parasiten festgestellt. Mit Ausnahme von beiden *Apanteles*-Arten, die die beiden Schädlinge nur zum kleineren Teil gegenseitig austauschen, handelt es sich bei den gemeinsamen Schmarotzern um ganz unbedeutende und seltenere Arten wie *Horogenes? varians* Brisch., *Eubadizon extensor* L. und *Herpestomus flavoclypeatus* Strobl. Aber auch bei den beiden *Apanteles*-Arten ist der Austausch sehr begrenzt: unter den Parasiten von *E. nigricana* nimmt der Hauptparasit von *C. murinana*, *Apanteles murinanae*, 3 % ein, bei seinem Hauptwirt aber 57 %. Was sein zeitliches Auftreten betrifft, stellt *E. nigricana* für ihn nur einen gelegentlichen

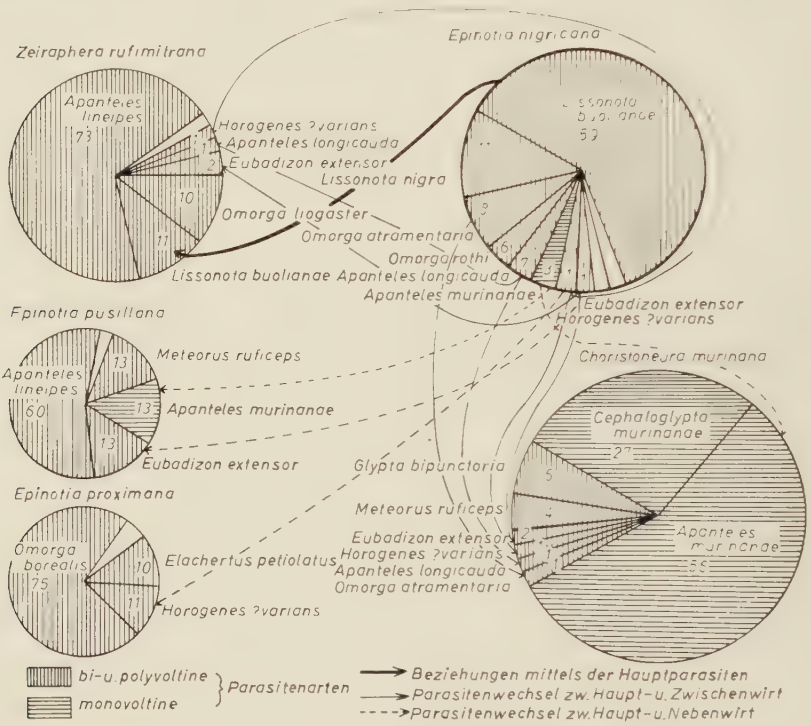


Abb. 6. Synparasitische Beziehungen zwischen *Epinotia nigricana* H. S. und anderen Tannentortriciden

Nebenwirt vor. Noch unbedeutender ist die synparasitische Beziehung mit *A. longicauda* Wesm., der mit seinen 8 % an der vierten Stelle unter den Schmarotzern von *E. nigricana* steht und ganz gelegentlich auch bei *C. murinana* vorkommen kann, die also einen Zwischenwirt vorstellt.

Vielseitiger sind die Beziehungen zwischen *E. nigricana* und *Zeiraphera rufimitrana*. Der Hauptparasit von *E. nigricana*, *Lissonota buolianae*, erwies sich als zweithäufigster Schmarotzer bei *Z. rufimitrana*, die für ihn einen Zwischenwirt vorstellt. Die wenig häufigen Arten, *Eubadizon extensor* L. und *Horogenes? varians* Brisch., sind für beide Wickler ebenfalls gemeinsam. Eine Ausnahme bilden hier beide *Apanteles*-Arten, die bei ihrem Hauptwirt an einer der ersten Stellen stehen, was die Häufigkeit betrifft, während sie bei dem zweiten Wirt fehlen oder ganz unbedeutend sind. Dies steht zweifellos

in Zusammenhang mit der Wirtsspezifität, die bei manchen *Apanteles*-Arten die Regel ist.

Wenig wichtig sind die Beziehungen zu *Epinotia proximana* H. S., mit welcher *E. nigricana* nur *Horogenes? varians* gemeinsam hat. Von dieser Art lag uns aber nur ein kleineres Material zur Verfügung.

Der Vollständigkeit wegen führe ich noch die Beziehungen zu *Epinotia pusillana* Peyran. Es handelt sich hier aber nur um unbedeutende Parasiten von *E. nigricana*, die beide Wickler untereinander austauschen.

Alle diese Beziehungen sind in Diagramm 6 dargestellt. Im ganzen kann man folgern, daß *Epinotia nigricana* durch fast alle ihre Raupenparasiten mit anderen Tannentortriciden in Beziehung steht. Nach den Angaben von Zwölfer (in litt.) hat *E. nigricana* auch den Puppenparasiten *Phaeogenes osculator* Thunb. mit *Z. rufimitrana* gemeinsam.

Der Einfluß chemischer Bekämpfungsaktionen gegen L_3 – L_4 von *C. murinana* auf die Raupenparasiten von *Epinotia nigricana*

Mit diesem Thema befaßte sich schon Čapek (1956), der die Herabsetzung des Parasitierungsprozentes in behandelten Beständen beobachtet hatte. Im folgenden soll diese Frage nochmals aufgeworfen und an Hand größeren Materials überprüft werden.

Dabei soll von den Beziehungen zwischen *E. nigricana* und *C. murinana* ausgegangen werden. Einerseits kommt es zwischen beiden Wicklern zur Nahrungskonkurrenz, indem *E. nigricana* durch die Vernichtung der Knospen die Nahrungsbasis der zweiten Art vermindert, andererseits begünstigt *C. murinana* durch die Schwächung der Tannen die Lebensbedingungen von *E. nigricana* (cf. Patočka 1960, a, b, Charvát und Patočka 1960).

Die chemische Aktion gegen den primären Schädling – *C. murinana* hat auch im wirtschaftlichen Sinne einen positiven Einfluß auf die mehr sekundäre Art – *Epinotia nigricana*, wie beide erwähnten Autoren bestätigen.

Anders sieht aber die Situation bei den Parasiten aus. Aus der gesamten Zahl der von uns untersuchten Raupen stammten 3988 Raupen von behandelten Beständen und 2846 von unbehandelten. Dabei bleibt das Parasitierungsprozent in der ersten Kategorie mit 9,5 % hinter dem der zweiten mit 15,1 % zurück. Ich habe diese Resultate mit dem Pearsonschen Test überprüft.

Tabelle 6

	Parasitierte Raupen	Nicht parasitierte Raupen	Summe
Chemisch behandelt	378 (472)	3610 (3516)	3988
Chemisch nicht behandelt	431 (377)	2415 (2509)	2846
Summe	809	6025	6834

(in den Klammern sind die theoretisch erwarteten Werte angeführt)

Die Summe von χ^2 beträgt 50,9, was viel höher als 3,841 (der Tabellenwert von χ^2 für einen Freiheitsgrad). Man kann also mit mehr als 95prozentiger Wahrscheinlichkeit schließen, daß der Unterschied in dem Parasitie-

rungsprozent zwischen gegen *C. murinana* chemisch behandelten und unbehandelten Beständen statistisch gesichert ist.

Bei der Erklärung dieser Erscheinung muß man vor allem die zeitliche Koinzidenz zwischen den chemischen Aktionen gegen die L_{3-4} von *C. murinana* und der Entwicklung von *E. nigricana* bzw. ihrer Parasiten in Betracht ziehen. Für diese Betrachtungen werden die Diagramme der Phänologie des Schlüpfens einzelner Parasiten von Nutzen sein. Im allgemeinen kann man sagen, daß *E. nigricana* die chemischen Aktionen im Stadium der Puppe in Bodenstreu überlebt und deshalb wird sie von ihnen kaum betroffen. Wenn wir jetzt die Diagramme einzelner Parasitenarten beurteilen, kann man folgende Annahmen machen:

1. Die Hauptparasiten aus der Gattung *Lissonota* überleben die Aktionen im Puppenstadium im Innern der Knospen und bleiben praktisch verschont.
2. Wahrscheinlich bleiben auch die meisten Exemplare der *Omorga*-Arten in ähnlicher Weise verschont, aber die früher geschlüpften werden geschädigt.
3. Die weitere wichtige Art, *Apanteles longicauda* Wesm. wird praktisch völlig betroffen.
4. Höchstwahrscheinlich werden auch die Puppenparasiten vernichtet, die in diesem Zeitabschnitt schwärmen müssen.

In wieweit werden diese theoretischen Annahmen in der Wirklichkeit erfüllt?

ad 1. Bei den Kontrollen der Fangtafel nach den Aktionen haben wir niemals einen Ichneumoniden aus der Gattung *Lissonota* gefunden. Dieser Parasit war häufig auch in behandelten Beständen und z. B. im Jahre 1957 beobachteten wir ein starkes Schwärmen dieser Art bald nach der chemischen Aktion.

ad 2. Bei *Omorga*-Arten können wir eine kleine Herabsetzung des durch diese Art verursachten Parasitierungsprozentes in den behandelten Beständen beobachten und auch in den Fangtafeln fanden wir einige tote Exemplare.

ad 3. Noch markanter wird diese Erscheinung bei *Apanteles longicauda* sichtbar, den ich mehrmals an den Fangtafeln gefunden habe. Diese Art ist in den unbehandelten Beständen viel häufiger als in den behandelten.

ad 4. Es ist uns zwar die Zusammensetzung der Puppenparasiten von *E. nigricana* nicht vollkommen bekannt, aber wahrscheinlich betätigen sich hier kleine Arten aus der Ichneumonidengattung *Phaeogenes* Wesm., die bei der Auswahl ihrer Wirte an die Lepidopterenpuppen in der Synusie der Waldbodenstreu gebunden sind. Diese Arten fanden wir ziemlich häufig an den Fangtafeln.

Im ganzen kann man folgern, daß die Nachteile der chemischen Bekämpfung von *C. murinana* durch die Herabsetzung des Parasitierungsprozentes von *E. nigricana* nicht sehr schwerwiegend sind und daß sie durch die Verhinderung der Schwächung der Tannen ausgeglichen wird.

Zusammenfassung

Im Rahmen der Erforschung des Tannensterbens in dem mittelslowakischen Kalamitätsgebiet von *Choristoneura murinana* Hb., wurde die Larvenparasitierung einer gefährlichen Begleitart, des Tannenknospenwicklers, *Epinotia nigricana* H. S., studiert.

In den Jahren 1954–1959 wurden insgesamt rund 7000 Raupen von *E. nigricana* in 230 Zuchten von 22 Lokalitäten auf die Parasitierung hin untersucht, wobei der Parasitierungsdurchschnitt 11,4 % betrug. Dieser relativ niedrige Prozentsatz ist unter anderem durch eine hohe Mortalität der Raupen in den Zuchten bedingt. Von den 23 festgestellten Parasitenarten erwiesen sich die folgenden als wichtigste (Reihenfolge nach der Häufigkeit): *Lissonota buolianae* Htg., *L. nigra* Brisch., *Omorga atramentaria* Schmied., *O. rothi* Hlgr., *Apanteles longicauda* Wesm. und *A. murinanae* Čap. & Zwölf. Mit dieser Reihenfolge der absoluten Häufigkeit einzelner Parasiten stimmt auch die Regelmäßigkeit ihres Auftretens in den Zuchten (Konstanz) überein. Alle befallen die Wirtsraupen der jüngeren Entwicklungsstufen schon im Spätsommer bzw. Herbst und leben solitär als Endoparasiten. Bei einzelnen Arten wird die Bionomie angeführt, graphisch wird die Phänologie des Schlüpfens im bezug auf das Falterschlüpfen dargestellt. Die *Lissonota*- sowie *Omorga*-Arten befallen den Wirt direkt in den Knospen, wo sie sich meistens auch verpuppen, ebenso wie die übrigen Arten. Die Unterschiede im Parasitierungsprozente zwischen den Proben aus der oberen, mittleren und unteren Krone waren statistisch nicht zu sichern.

Da die Parasitierung von fast sämtlichen Tannenlepidopteren verfolgt wurde, konnten die synparasitischen Beziehungen von *E. nigricana* zu anderen Tannenarten ausgewertet werden. Die festgestellten Beziehungen werden in Diagramm 6 dargestellt. Die meisten wichtigsten Parasitenarten hat *E. nigricana* mit *Zeiraphera rufimitrana* H. S. gemeinsam, weniger wichtige nicht selten auch mit *Choristoneura murinana* Hb.

Es wurde auch der Einfluß der chemischen Bekämpfung gegen den Tannentriebwickler auf die Parasiten von *E. nigricana* verfolgt. Es wurde zwar ein niedrigeres Parasitierungsprozent in den behandelten Beständen (9,5 %) gegenüber den unbehandelten (15,1 %) festgestellt (Unterschied statistisch gesichert), im ganzen ist die Differenz aber nicht wesentlich. Am meisten werden *Apanteles longicauda* Wesm. und teilweise die *Omorga*-Arten betroffen, der Hauptparasit bleibt jedoch völlig verschont. Die negativen Folgen der chemischen Aktionen werden aber durch die Erholung der Tannen ausgeglichen, was wiederum als Vorbeugungsmaßnahme gegen *E. nigricana* von großer Bedeutung ist.

Summary

During 1954–1959 the author investigated the parasitation of 230 collections from 22 localities of about 7000 larvae of the Fir-budworm, *Epinotia nigricana* H. S. a very injurious companion of *Choristoneura murinana* Hb. in the outbreak in Central Slovakia. The percentage varied from 0 % to 50 % in the single samples, it amounted on the average to 11,4 %. This low percentage is explained by the author by the high mortality caused by the conditions of the laboratory breeding. From 23 reared parasite species the

most important species were: *Lissonota buolianae* Htg., *L. nigra* Brisch., *Omorga atramentaria* Schmied., *O. rothi* Hlgr., *Apanteles longicauda* Wesm. und *A. murinanae* Čap & Zwölf. With this order of absolute numbers of single parasite species agrees also the percentage of their constancy in the collections. All mentioned species attack the young host-larvae already before the winter and are solitary endoparasites. The bionomics of single species is given, the phenology of their hatching in relation to that of *E. nigricana* is graphically illustrated. The *Lissonota* and *Omorga*-species attack the host-larvae directly in the buds, where they pupate also similarly as the other parasites.

The differences in the percentage of parasitation in the samples from various synusies of the crowns are statistically insignificant.

The parasitation of almost all Lepidoptera-species feeding on fir was investigated and, therefore, it was possible to follow the synparasitic relations of *E. nigricana* to other Lepidoptera from fir. The ascertained relations were graphically illustrated (s. graph. 6) *E. nigricana* has the most important parasites with *Zeiraphera rufimitrana* H. S. in common, less important ones with *Choristoneura murinana* Hb.

Also the influence of chemical control against L_{3-4} of *C. murinana* upon the parasites of *E. nigricana* was investigated. A lower percentage of parasitation (9,5 %) was ascertained in the controlled stands than in uncontrolled ones (15,5), the difference is statistically significant; generally speaking it is not essential. *Apanteles longicauda* Wesm. and partially *Omorga*-species are badly influenced, the most important parasite, *Lissonota buolianae* Htg. remains spared. The negative results of chemical control are compensated by the help to weakened firs, which is very important in the prevention against *E. nigricana.*

Literatur

Czech, J., 1880: Eine Wicklerraupe aus Tannenknospen; Centralbl. f. d. ges. Forstw. 6, 277.

Čapek, M., 1956: Beitrag zur Kenntnis der Raupenparasiten des Tannenknospenwicklers *Epiblema nigricana* H. S. (slowakisch mit russ., dtsch. und engl. Res.); Biológia 11, 597–605.

Čapek, M., 1959: Der Einfluß der natürlichen Feinde auf die Tannenschädlinge aus der Ordnung *Lepidoptera* mit besonderer Berücksichtigung der Parasiten (tschechisch); 154 S., Unveröffentlichte Dissertation.

Čapek, M., Obrtel, R., Weiser, J., 1958: Die Krankheiten und Parasiten des Tannentriebwicklers *Choristoneura murinana* Hb. in dem Kalamitätsgebiet des mittleren Grans (tschechisch mit russ. u. dtsch. Res.); Lesnícky časopis 4, 46–70.

Čapek, M. & Zwölfer, H., 1957: *Apanteles murinanae* nov. spec. *(Brac. Hym.)* ein neuer Parasit des Tannentriebwicklers; Mitt. Schweiz. Ent. Ges. 30, 119–126.

Franz, J., 1949: Zur Lebensweise und forstlichen Bedeutung des Tannenknospenwicklers *(Epiblema nigricana* H. S.); Entomon 1, 84–88.

Charvát, K., Patočka, J., 1960: Zum Verlauf der Kalamität der Wickler *(Choristoneura murinana* Hb. und *Epinotia nigricana* H. S.) in den Tannenbeständen vom mittleren Grangebiet (slowakisch mit russ. u. dtsch. Res.); Vedecké práce Vúlh v B. Štiavnici 1, 213–229.

Meier, N. F., 1936: Parasitische Hymenopteren der Fam. Ichneumonidae der USSR und Nachbarländer (russisch); Bd. 6, Leningrad.

Patočka, J., 1948: Der Wickler *Epiblema nigricana* H. S. und seine Ökologie (tschechisch); 50 S., Unveröffentlichte Dissertation.

Patočka, J., 1950: The Fir Budworm *Epiblema nigricana* and its Ecology; Acta Soc. Zool. Čechosloveniae 14, 77–96.

Patočka, J., 1958: Anwendung der Photeklektore im Forstschutz; Anz. für Schädlingsk. 31, 81–83.
Patočka, J., 1960 a: Die Tannenschmetterlinge der Slowakei mit Berücksichtigung der Fauna Mitteleuropas; 214 S. Bratislava.
Patočka, J., 1960 b: Bemerkungen zur Bionomie des Tannenknospenwicklers *Epinotia nigricana* H. S. *(Lep. Tortr.)* (tschechisch mit russ. u. dtsch. Res.); Folia Zoologica 9 (23), 197–208.
Pfeffer, A., 1955: Les insectes comme composants de la biocénose du sapin pectiné (tschechisch mit russ. u. franz. Res.), Acta Soc. Ent. Čechoslov. 52, 77–92.
Ratzeburg, J. T. C., 1866–68: Die Waldverderbnis, 2 Bde., Berlin.
Schmiedeknecht, O., 1928–36: Opuscula ichneumonologica, Blankenburg i. Thüringen.
Schütze, K. T. und Roman, A., 1931: Schlupfwespen, Isis Budissina 12, 3–12.
Schwerdtfeger, F., 1957: Die Waldkrankheiten; Hamburg und Berlin.
Thalenhorst, W., 1950: Die Koinzidenz als gradologisches Problem. Eine synökologische Studie; Zeitschr. angew. Ent. 32, 1–48.
Tubeuf, K. v., 1934: Die *Epiblema-Schäden* an Fichtenknospen; Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. u. Pflanzensch. 44, 433–443.
Zwölfer, H., in litt.: Briefl. Mitteilung.

Aus dem Forstzoologischen Institut der Universität Göttingen

Ergebnisse von Bodentieruntersuchungen im Reinhardswald

Von S. M. Hammad[1]

Mit 6 Abbildungen

I. Einleitung

Trägardhs Feststellung (1928), daß es ein charakteristischer Zug der modernen Forstwissenschaft sei, in den Boden zu schauen, um die Grundlagen der Prinzipien zu erfassen, die das Wachstum der Bäume bestimmen, ist zweifellos geeignet, viele Entomologen dazu zu veranlassen, sich an der Erforschung der Bodentierwelt zu beteiligen.

Es ist eine wohlbekannte Tatsache, daß eine unerhört große Zahl von Tieren ständig oder mindestens zeitweise im Boden und in der Bodenstreu lebt. Viele Insekten leben als Ei, Larve, Puppe oder auch als Imagi im Boden und machen dort wenigstens einen Teil ihrer Entwicklung durch; McColloch (1926) stellte fest, daß 95% aller Insektenarten aus irgendeinem Grunde in den Boden eindringen, so daß Insekten einen bedeutenden Faktor im Bodenleben darstellen. Nach Bornebusch (1930/31) ist die Vorstellung, daß die im Boden befindlichen Kleinlebewelt nützlich sei, auf White (1789) zurückzuführen, der die Ansicht äußerte, der Zustand des Bodens und das Gedeihen der Pflanzen seien weitgehend dem Einfluß der „Würmer" zu verdanken. Jahn (1951) gab neben ihren eigenen wertvollen Beiträgen zur Erforschung der Fauna bestimmter österreichischer Standorte einen guten Überblick über die früheren Arbeiten, die sich sowohl mit forstlichen wie auch mit landwirtschaftlichen Böden in Europa befassen.

Im Hinblick auf das Gesagte wurde diese Arbeit im Weserbergland durchgeführt. Zu diesem Zweck wurden das Naturschutzgebiet bei der Sababurg im Reinhardswald und ein benachbarter Wirtschaftswald (Fichte) ausgewählt, um im Wege des Vergleichs die Bodentierwelt eines von Menschen und seinem Einfluß wenigstens durch eine Zeit unberührten Waldes (der sogen. „Urwald" Sababurg ist ein ehemaliger Weidewald [Hutewald] mit uralten Buchen und Eichen, also mit standortgemäßen Baumarten, er wurde vor einigen Jahrzehnten unter Naturschutz gestellt) und eines bewirtschafteten, aber unter gleichen Umweltbedingungen stehenden aber standortfremden Fichtenbestandes orientierend zu untersuchen.

Grundgestein: Mittlerer Buntsandstein
Höhe über NN: 270–330 m
Niederschläge/Jahr: 726 mm
mittl. Jahrestemperatur: 8° C

[1] Professor für Entomologie, Universität Alexandrien, Ägypten.

Tabelle 1

Mittlere Niederschlagssummen (mm) für Monate, Jahre, Vegetationsperiode (Mai—Juli) und Halbjahre 1891—1930 vom Sababurger Wald

Seehöhe	Januar	Februar	März	April	Mai	Juni	Juli	August	September	Oktober	November	Dezember	Jahr	Vegetationsperiode Mai—Juli	Halbjahre: April bis September	Halbjahre: Oktober bis März	Halbjahre: November bis April
335	53	43	42	56	56	70	91	80	64	65	47	59	726	217	309	426	300

Tabelle 2

Monats- und Jahresmittel sowie Jahresschwankung der Lufttemperatur (°C) 1851—1930 von Kassel

Januar	Februar	März	April	Mai	Juni	Juli	August	September	Oktober	November	Dezember	Jahr	Jahresschwankung
0,0	1,0	3,6	7,5	11,8	14,9	16,3	15,6	12,7	8,3	3,5	0,9	8,0	16,3

Tabelle 3

Monats- und Jahresmittel sowie Jahresschwankung der Luftfeuchtigkeit von Kassel (%)

Seehöhe m	Januar	Februar	März	April	Mai	Juni	Juli	August	September	Oktober	November	Dezember	Jahr	Jahresschwankung	Zeitraum
200	85	82	78	72	72	74	77	80	81	84	86	87	80	15	81 30

Im Naturschutzgebiet bei der Sababurg wurden für die Arbeit vier Stellen (St.), die sich schon rein äußerlich im Baumbestand oder in der Flora unterschieden, ausgewählt, um zu sehen, ob sie auch biologische und physikalische Unterschiede aufweisen.

St. I: Gras unter Farnen.
Natürlicher Bodentyp: Mäßig ausgeprägter typischer Pseudogley.
Waldgesellschaft: Adlerfarn-Subassoziation des Buchen/Eichenwaldes (*Luzula-Quercetum* nach *Pteridium aquilinum*).

St. II: Alteichen mit Buchenunterwuchs.
Natürlicher Bodentyp: Mäßig ausgeprägter typischer Pseudogley.

Waldgesellschaft:	Rasenschmielen-Ausbildung der Adlerfarn-Subassoziation des Buchen/Eichenwaldes (*Luzula-Quercetum* nach *Pteridium aquilinum*, Ausbildung nach *Deschampsia caespitosa*).
St. III:	Buchen-Moder. Holzmoder.
St. IV:	Eichen-Moder. Holzmoder.

Für „Holzmoder" gibt SCHIMITSCHEK (1953) folgende Begriffsbestimmung: „Das feste Holzgefüge hat sich aufgelöst, es liegt eine Masse nur mehr oder weniger losen Zusammenhanges vor. Zahlreiche Hohlräume wechseln mit weich zersetzten und wenigen schwächer zersetzten aus Spätholzteilen bestehenden Teilchen durcheinander gemengt ab. Noch lange aber ist die Stammform erhalten, besonders bei in den Boden halb eingesunkenen Lagerhölzern und nur ganz allmählich erfolgt der Zerfall und die Umwandlung in Erdreich. Es ist bemerkenswert, daß noch lange eine meist scharfe Trennung zwischen dem moderigen Lagerholz und dem Erdboden bestehen bleibt."

SCHIMITSCHEK sagt ergänzend, daß die Fauna des Moders sehr charakteristisch und begrenzt sei, sie bestand, wie er in Österreich fand, aus *Annelida, Gastropoda, Araneae, Acarina, Glomeridae, Diplopoda, Chilopoda, Collembola, Protura, Carabidae, Lucanidae, Elateridae, Formicidae* und *Diptera;* Milben und Collembolen waren am stärksten vertreten.

Im etwa 35jährigen Fichten-Wirtschaftswald bei Sababurg wurden an zwei Stellen Bodenproben entnommen:

St. V:	Bestandsmitte. Fichtenbestand.
Natürlicher Bodentyp:	Stark ausgeprägter typischer Pseudogley (Molkenboden).
Waldgesellschaft:	unentwickelt mutmaßlich Pfeifengras-Birken/Eichenwald *(Querceto-Betuletum molinietosum).*
St. VI:	nahe der Straße (Bestandesrand).
Natürlicher Bodentyp:	Stark ausgeprägter typischer Pseudogley (Molkenboden).
Waldgesellschaft:	unentwickelt mutmaßlich Pfeifengras-Birken/Eichenwald *(Querceto-Betuletum molinietosum).*

II. Methodik

Von jeder dieser St. wurden je drei Proben entnommen, und zwar im Dezember (bzw. Februar St. VI), April und Juli (bzw. August St. II) 1957/58 mit Hilfe eines Stahlzylinders von 1 Liter Inhalt. Es wurde dabei sowohl die Streu als auch der darunterliegende gewachsene Boden erfaßt. Im Labor wurde die nach SCHIMITSCHEK abgeänderte TULLGRENsche Methode angewandt, um aus jeder Probe, und zwar nach Streu und gewachsenem Boden getrennt, die Tiere herauszubekommen. Dazu wurde eine 25-Watt-Lampe in etwa 45 cm Höhe über jedem Trichter angebracht. Die Proben von Streu, gewachsenem Boden oder Moor wurden bei brennendem Licht ungefähr 10 Tage in den Trichtern belassen. Während dieser Zeit darf die Temperatur keinesfalls 40° C überschreiten; die optimale Temperatur liegt bei 26 bis 30° C. Die Tiere fielen in 70 % Aethylalkohol, sie wurden dann unter dem Binokular-Mikroskop identifiziert und gezählt.

Im Verlaufe dieser Arbeiten bemerkte man, daß einige Dipterenlarven, kleine Anneliden (Lumbriciden) und einige Milben an den Trichterwänden austrockneten, ehe sie Zeit hatten ganz hinabzukriechen und in den Alkohol

zu fallen. Diese Tiere wurden entweder mit einer feinen Nadel oder einem Pinsel in den Alkohol hinabgestoßen oder mit 70prozentigem Alkohol von den Wänden abgewaschen. Der Nachteil der TULLGREN-Methode, daß sie den zahlenmäßigen Anteil bestimmter Bodentiergruppen nur ungenau erfassen läßt, wird auch von TRÄGARDH (1928) und EL-KIFL (1957) erwähnt. EL-KIFL fand experimentell, daß diese Methode für das Herausbringen von Milben – außer Phthiracarididen –, Collembolen, Psocopteren, Hemipteren und erwachsenen Dipteren besser geeignet ist, während für das Erfassen von Araneen, Phthiracarididen, Myriapoden *(Symphyla),* Thysanuren, Thysanopteren, Aphididen, erwachsene Käfer, Hymenopteren und allen Insektenpuppen die SCHWEMM-Methode die wirksamere ist.

Die Untersuchung der physikalischen Eigenschaften der an den sechs verschiedenen Stellen gewonnenen Bodenproben des Sababurger Waldes (Tabelle 7) wurde durchgeführt, um festzustellen, ob die physikalischen Faktoren die Populationsdichte von Bodentieren beeinflussen oder nicht.

III. Untersuchungsergebnisse

A. Qualitative und quantitative Zusammensetzung der Bodenfauna im Laufe von 9 Monaten

Die Zahl der Tiere, die in der Streu, im Moder oder im gewachsenen Boden gefunden wurden, finden sich in den Tabellen 4–6. Aus diesen für $^1/_2$ Liter geltenden Zahlen wurden dann die Anzahl von Tieren ausgerechnet, die eine Bodenschicht von 100 × 100 × 10 cm besiedeln würden.

1. Nematoden

4 Arten wurden im Juli in der Streu der B. St. I (Gras unter Farnen) gefunden.

2. Anneliden

Aus den Tabellen geht hervor, daß die Enchytraeiden verbreiteter vorkamen als die Lumbriciden, auch waren die Enchytraeiden in der Streu häufiger als in gewachsenem Boden.

Nach KÜHNELT (1950) leben die echten Regenwürmer (Lumbriciden) in Streu und Holz oder selbst unter der Rinde toter Bäume; andere leben in zähem tonigem Boden und graben sich so tief ein, bis sie den Grundwasserspiegel erreichen. Die oberen 10 cm sind die am stärksten durch Regenwürmer besiedelten. Ihre Vorliebe unter bestimmten Pflanzen zu leben, wie in unserem Falle im Buchenmoder, wird von RAMANN (1911) erwähnt, der feststellte, daß Regenwürmer besonders gern unter Zwiebeln, Karotten, Meerrettich, Baldrian, Phlox, wilden Kirschen und Hainbuchen leben, während sie andererseits Robinie, Salbei, Thymian, Minze und Gräser mit dichtem Wurzelgeflecht wie z. B. *Aira flexuosa* meiden.

Tabelle 4

Zahl der Tiere

Tierarten	Naturschutzgebiet an der Sababurg — Coll. 13. Dezember											
	Bodenstelle I — Gras unter Farnen					Bodenstelle II — Alteichen mit Buchenunterwuchs					Stelle — Buc	
	Summe					Summe						
	Streu	Boden	In 1 Ltr. Boden	in einer Bodenschicht von 1 qm Fläche und 10 cm Stärke	In % der Gesamtzahl der Tiere	Streu	Boden	In 1 Ltr. Boden	in einer Bodenschicht von 1 qm Fläche und 10 cm Stärke	In % der Gesamtzahl der Tiere	In 1 Ltr. Moder	in einer Moderschicht
ANNELIDA Lumbricidae												
Dendrobaena oktuendra	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Enchytraeidae	1	1	2	200	0,106	1	—	1	100	0,198	1	
Pseudoscorpionida	1	6	7	700	0,371	1	—	1	100	0,198	2	
Aranaea	—	—	—	—	—	1	1	2	200	0,396	—	
ACARINA (Milben)												
Mesostigmata	118	19	137	13 700	7,261	5	14	19	1 900	3,762	65	
Trombidiformes	13	11	24	2 400	1,272	6	41	47	4 700	9,306	27	
Acaridiae	22	17	93	9 300	4,929	23	10	33	3 300	6,534	11	
Oribatei	1058	156	1214	121 400	64 342	82	159	241	24 100	47,718	343	
Milben insgesamt	1211	203	1468	146 800	77,804	116	224	340	34 000	67,320	446	
Myriapoda												
Diplopoda	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	
Pauropoda	—	1	1	100	0,053	—	—	—	—	—	16	
Chilopoda	—	—	—	—	—	—	6	6	600	1,188	—	
Symphila	1	4	5	500	0,265	—	—	—	—	—	5	
Myriapoda insgesamt	1	5	6	600	0,318	—	6	6	600	1,188	23	
Protura	19	8	27	2 700	1,431	—	19	19	1 900	3,762	2	
THYSANURA												
Entognatha	1	—	1	100	0,053	—	—	—	—	—	5	
COLLEMBOLA												
Arthropleona	307	95	402	40 200	21,306	29	83	112	11 200	22,176	118	
Thysanoptera (Imagines)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	
HOMOPTERA												
Coccidae (*Orthezia* sp.)	2	—	2	200	0,106	—	—	—	—	—	—	
Aphididae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
COLEOPTERA												
Staphylinoidea												
Larvae	1	—	1	100	0,053	1	5	6	600	1,188	2	
Imagines	—	—	—	—	—	—	1	1	100	0,198	—	
Elateridae Larvae	—	—	—	—	—	—	3	3	300	0,594	—	
DIPTERA												
Larvae	8	18	26	2 600	1,378	3	10	13	1 300	2,574	4	
Imagines	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	
INSECTA insgesamt	338	121	459	45 900	24,327	33	121	154	15 400	30,492	135	
Summe	1552	336	1888	188 800	100	152	353	504	50 400	100	607	

Zahl der Tiere *Tabelle 4*

Wirtschaftswald (Fichte) an der Sababurg Coll 13. Februar 1958

der Tiere	Stelle IV Eichen-Moder: In 1 Ltr. Moder	Stelle IV Eichen-Moder: in einer Moderschicht von 1 qm Fläche und 10 cm Stärke	Stelle IV Eichen-Moder: In % der Gesamtzahl der Tiere	Bodenstelle V Boden aus Bestandesmitte: Streu	Bodenstelle V Boden aus Bestandesmitte: Boden	Bodenstelle V Boden aus Bestandesmitte: Summe In 1 Ltr. Boden	Bodenstelle V Boden aus Bestandesmitte: Summe in einer Bodenschicht von 1 qm Fläche und 10 cm Stärke	Bodenstelle V Boden aus Bestandesmitte: Summe In % der Gesamtzahl der Tiere	Bodenstelle VI Boden von Bestandesrand: Streu	Bodenstelle VI Boden von Bestandesrand: Boden	Bodenstelle VI Boden von Bestandesrand: Summe In 1 Ltr. Boden	Bodenstelle VI Boden von Bestandesrand: Summe in einer Bodenschicht von 1 qm Fläche und 10 cm Stärke	Bodenstelle VI Boden von Bestandesrand: Summe In % der Gesamtzahl der Tiere	Im Wirtschaftswald V + VI durchschnittlich %
330	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
165	2	200	0,290	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
330	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	1	100	0,145	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
725	2	200	0,290	3	5	8	800	0,528	36	15	51	5 100	5,610	3,690
445	23	2 300	3,335	8	17	25	2 500	1,650	28	58	86	8 600	9,460	5,550
815	1	100	0,145	20	60	80	8 000	5,280	11	7	18	1 800	1,980	3,634
595	548	54 800	79,460	426	315	741	74 100	48,906	280	246	626	62 600	68,860	58,883
580	574	57 400	83,230	457	397	854	85 400	55,964	455	326	781	78 100	85,910	71,757
330	54	5 400	7,830	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
640	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
825	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
795	54	5 400	7,830	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
330	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
825	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
470	54	5 400	7,830	88	500	588	58 800	38 808	50	67	117	11 700	12,870	25,839
330	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	9	9	18	1 800	1,188	—	—	—	—	—	0,940
330	—	—	—	—	1	1	100	0,066	1	—	1	100	0,110	0,071
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	100	0,110	0,071
—	—	—	—	—	2	2	200	0,132	—	3	3	300	0,330	0,226
660	2	200	0,290	1	51	52	5 200	3,432	2	1	3	300	0,330	1,881
330	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
275	56	5 600	8,120	98	563	661	66 100	43,626	53	72	125	12 500	13,750	28,688
	687	68 700	100	555	960	1515	151 500	100	508	398	906	90 600	100	100

Tabelle 5 **Zahl der Tiere** Coll. 15. April 1958

Naturschutzgebiet an der S a b a b u

Tierarten	Bodenstelle I					Bodenstelle II						
	Gras unter Farnen					Alteichen mit Buchenunterwuchs						Buch
	Streu	Boden	Summe In 1 Ltr. Boden	Summe in einer Bodenschicht von 1 qm Fläche und 10 cm Stärke	Summe In % der Gesamtzahl der Tiere	Streu	Boden	Summe In 1 Ltr. Boden	Summe in einer Bodenschicht von 1 qm Fläche und 10 cm Stärke	Summe In % der Gesamtzahl der Tiere	In 1 Ltr. Moder	in einer Moderschicht von 1 qm Fläche
ANNELIDA Lumbricidae												
D. oktaedra	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6	6
Enchytraeidae	1	—	1	100	0,061	1	—	1	100	0,193	1	1
Pseudoscorpionida	1	1	2	200	0,122	—	—	—	—	—	—	
ACARINA												
Mesostigmata	68	3	71	7 100	4,331	3	10	13	1 300	2,509	13	1 3
Trombidiformes	55	6	61	6 100	3,721	7	23	30	3 000	5,790	96	9 6
Acaridiae	199	21	220	22 000	13,420	54	28	82	8 200	15,826	15	1 5
Oribatei	872	24	896	89 600	54 656	134	154	288	28 800	55,584	150	15 0
Milben insgesamt	1194	54	1248	124 800	76,128	198	215	413	41 300	79,709	274	27 4
MYRIAPODA												
Diplopoda	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Pauropoda	—	1	1	100	0,061	—	—	—	—	—	12	1 2
Chilopoda	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Symphyla	—	1	1	100	0,061	—	1	1	100	0,193	—	
Myriapoda insgesamt	—	2	2	200	0,122	—	1	1	100	0,193	12	1 2
P r o t u r a	—	1	1	100	0,061	1	2	3	300	0,489	—	
THYSANURA												
Entognatha	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7	7
COLLEMBOLA												
Arthropleona	246	8	254	25 400	15,494	23	56	79	7 900	15,247	128	12 8
Symphypleona	7	4	11	1 100	0,671	2	—	2	200	0,386	32	3 2
Collembola insgesamt	253	12	256	26 500	16,165	25	56	81	8 100	15,633	160	16 0
HOMOPTERA												
Aphididae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
COLEOPTERA												
Staphilinoidea												
Larvae	—	—	—	—	—	1	—	1	100	0,193	4	4
Imagines	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1
Elateridae Larvae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Hymenoptera Formicidae (Flügellos Arb.)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1
DIPTERA												
Larvae	90	10	100	1 000	6,100	5	12	17	1 700	3,281	2	2
Imagines	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7	7
INSECTA insgesamt	343	23	366	36 600	22,326	32	70	102	10 200	19,686	182	18 2
S u m m e	1539	80	1619	161 900	100	231	286	517	51 700	100	475	47 5

Zahl der Tiere Coll. 15. April 1958 *Tabelle 5*

Wirtschaftswald (Fichte) an der Sababurg														
III	Stelle IV			Bodenstelle V					Bodenstelle VI					
Moder	Eichen-Moder			Boden aus Bestandesmitte					Boden von Bestandesrand					
In % der Gesamtzahl der Tiere	In 1 Ltr. Moder	in einer Modersdicht von 1 qm Fläche und 10 cm Stärke	In % der Gesamtzahl der Tiere	Streu	Boden	In 1 Ltr. Boden	Summe in einer Bodensdicht von 1 qm Fläche und 10 cm Stärke	In % der Gesamtzahl der Tiere	Streu	Boden	In 1 Ltr. Boden	Summe in einer Bodensdicht von 1 qm Fläche und 10 cm Stärke	In % der Gesamtzahl der Tiere	Im Wirtschaftswald V+VI durchschnittlich %
1,260	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,210	2	200	0,370	3	1	4	400	0,188	—	—	—	—	—	0,279
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2,730	13	1 300	2,405	49	19	68	6 800	3,196	2	4	6	600	0,600	1,898
20,160	76	7 600	14,060	33	13	46	4 600	2,162	14	27	41	4 100	4,100	3,131
3,150	5	500	0,925	33	1	34	3 400	1,598	2	5	7	700	0,700	1,149
31,500	280	28 000	51,800	1503	276	1779	177 900	83,613	733	33	766	76 600	76,600	80,106
57,540	374	37 400	69,190	1618	309	1927	192 700	90,569	751	69	820	82 000	82,000	86,284
—	8	800	1,480	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
2,520	6	600	1,110	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	3	3	300	0,141	—	9	9	900	0,900	0,520
2,520	14	1 400	2,590	—	3	3	300	0,141	—	9	9	900	0,900	0,520
—	—	—	—	1	—	1	100	0,047	4	50	54	5 400	5,400	2,723
1,470	1	100	0,185	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
26,880	141	14 100	26,085	126	126	252	25 200	11,844	90	10	100	10 000	10,000	11,422
6,720	—	—	—	7	2	9	900	0,094	1	1	2	200	0,200	0,147
33,600	141	14 100	26,085	133	128	261	26 100	11,938	91	11	102	10 200	10,200	11,569
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	3	3 300	0,300	0,150
0,840	1	100	0,185	—	—	—	—	—	1	—	1	100	0,100	0,050
0,210	2	200	0,370	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	3	300	0,555	1	1	2	200	0,094	1	—	1	100	0,100	0,097
0,210	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,420	1	100	0,185	3	3	6	600	0,282	1	2	3	300	0,300	0,291
1,470	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
8,220	149	14 900	27,565	138	132	270	27 000	12,690	98	66	164	16 400	16,400	14,545
0	539	53 900	100	1759	445	2204	220 400	100	849	145	994	99 400	100	100

Tabelle 6

Zahl der Tiere

Tierarten	Naturschutzgebiet an der Sababurg											
	Bodenstelle I					Bodenstelle II					Stelle	
	Gras unter Farnen 1. Juli 1958					Alteichen mit Buchenunterwuchs 21. August 1958					Buche 10. J	
	Summe					Summe						
	Streu	Boden	In 1 Ltr. Boden	in einer Bodenschicht von 1 qm Fläche und 10 cm Stärke	In % der Gesamtzahl der Tiere	Streu	Boden	In 1 Ltr. Boden	in einer Bodenschicht von 1 qm Fläche und 10 cm Stärke	In % der Gesamtzahl der Tiere	In 1 Ltr. Moder	in einer Moderschicht von 1 qm Fläche
Nematoda	4	—	4	400	0,456	—	—	—	—	—	—	
ANNELIDA Lumbricidae												
D. oktaedra	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	20
Enchytraeidae	—	—	—	—	—	1	1	2	200	0,140	1	10
Pseudocorpionida	—	—	—	—	—	1	—	1	100	0,070	—	-
ACARINA (Milben)												
Mesostigmata	167	1	168	16 800	19,152	49	22	71	7 100	4,900	13	1 30
Trombidiformes	18	15	33	3 300	3,762	76	45	121	12 100	8,500	77	7 70
Acaridiae	17	—	17	1 700	1,938	60	29	89	8 900	6,200	203	20 30
Oribatei	366	1	367	36 700	41,838	432	86	518	51 800	36,300	337	33 70
Milben insgesamt	578	17	585	58 500	66,690	617	182	799	79 900	55,900	630	62 60
MYRIAPODA												
Diplopoda	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	10
Pauropoda	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	10
Chilopoda	—	1	1	100	0,114	1	—	1	100	0,070	1	10
Symphyla	—	5	5	500	0,570	—	—	—	—	—	—	-
Myriapoda insgesamt	—	6	6	600	0,684	1	—	1	100	0,070	3	30
Protura	14	—	14	1 400	1,596	13	7	20	2 000	0,140	—	
THYSANURA												
Entognatha	—	—	—	—	—	—	—	1	100	0,070	1	10
COLLEMBOLA												
Arthropleona	176	55	231	23 100	26,334	376	30	406	40 600	28,400	158	15 80
Symphypleona	11	4	15	1 500	1,710	62	4	66	6 600	4,600	14	1 40
Collembola insgesamt	187	59	246	24 600	28,044	438	34	472	47 200	33,000	172	17 20
HOMOPTERA												
Aphididae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-
COLEOPTERA												
Carabidae (Larvae)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-
Staphylinoidea Larvae	5	4	9	900	1,026	5	5	10	1 000	0,700	4	40
Imagines												
(Staphylinidae)	—	—	—	—	—	1	1	2	200	0,140	6	60
(Ptiliidae)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-
Elateridae (Larvae)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-
HYMENOPTERA (Imago)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-
DIPTERA												
Larvae	1	—	1	100	0,114	16	3	19	1 900	1,300	26	2 60
Imagines	1	—	1	100	0,114	—	1	1	100	0,070	3	30
APHANIPTERA	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	-
INSECTA insgesamt	208	63	271	27 100	30,894	474	51	525	52 500	40,000	212	21 20
Summe	790	86	876	87 600	100	1094	234	1328	132 800	100	847	84 70

Zahl der Tiere *Tabelle 6*

	Wirtschaftswald (Fichte) an der Sababurg															
	Stelle IV			Bodenstelle V						Bodenstelle VI						
	Eichen-Moder			Boden aus Bestandesmitte						Boden von Bestandesrand						
	10. Juli 1958			1. Juli 1958						1. Juli 1958						
				Summe												
In % der Gesamtzahl der Tiere	In 1 Ltr. Moder	in einer Moderschicht von 1 qm Fläche und 10 cm Stärke	In % der Gesamtzahl der Tiere	Streu	Boden	In 1 Ltr. Boden	in einer Bodenschicht von 1 qm Fläche und 10 cm Stärke	In % der Gesamtzahl der Tiere		Streu	Boden	In 1 Ltr. Boden	in einer Bodenschicht von 1 qm Fläche und 10 cm Stärke	In % der Gesamtzahl der Tiere	Im Wirtschaftswald V–VI durchschnittlich %
—	—	—	—	—	—	—	—	—		—	—	—	—	—	—	
,236	—	—	—	—	—	—	—	—		—	—	—	—	—	—	
,118	2	200	0,266	13	4	17	1 700	1,139		—	—	—	—	—	0,569	
—	—	—	—	—	—	—	—	—		—	—	—	—	—	—	
,534	6	600	0,498	54	3	57	5 700	3,819		50	2	52	5 200	9,932	6,875	
,086	286	26 800	35,644	61	9	70	7 000	4,690		12	—	12	1 200	2,292	3,491	
,954	44	4 400	4,972	—	2	2	200	0,134		4	—	4	400	0,764	0,449	
,766	342	34 200	38,646	832	58	890	89 000	54,630		286	2	288	28 800	55,008	53,316	
,340	660	66 000	79,760	947	72	1019	101 900	68,273		352	4	356	35 600	67,996	68,131	
,118	4	400	0,532	—	—	—	—	—		—	—	—	—	—	—	
,118	1	100	0,113	—	1	1	100	0,067		—	—	—	—	—	0,033	
,118	—	—	—	1	—	1	100	0,067		—	—	—	—	—	0,033	
—	—	—	—	1	1	2	200	0,134		—	—	—	—	—	0,067	
,354	5	500	0,645	2	2	4	400	0,268		—	—	—	—	—	0,133	
—	—	—	—	11	1	12	1 200	0,804		—	—	—	—	—	0,402	
,118	—	—	—	—	—	—	—	—		—	—	—	—	—	—	
,644	37	3 700	4,181	394	12	406	40 600	27,202		141	1	142	14 200	27,122	27,262	
,612	—	—	—	8	—	8	800	0,536		8	—	8	800	1,528	1,032	
,256	37	3 700	4,181	402	12	414	41 400	27,738		149	1	150	15 000	28,650	28,294	
—	—	—	—	6	2	8	800	0,536		—	3	3	300	0,573	0,554	
—	—	—	—	—	—	—	—	—		1	—	1	100	0,191	0,095	
,472	—	—	—	5	—	5	500	0,335		6	—	6	600	1,146	0,745	
,708	—	—	—	1	—	1	100	0,067		—	—	—	—	—	0,033	
—	—	—	—	—	—	—	—	—		—	1	1	100	0,191	0,095	
—	—	—	—	1	1	2	200	0,134		1	—	1	100	0,191	0,162	
—	—	—	—	1	—	1	100	0,067		—	—	—	—	—	0,033	
,608	45	4 500	5,085	8	1	9	900	0,603		2	—	2	200	0,382	0,492	
,354	1	100	0,113	1	—	1	100	0,067		—	1	1	100	0,191	0,129	
—	—	—	—	—	—	—	—	—		1	—	1	100	0,191	0,095	
,016	83	8 300	9,379	436	17	453	45 300	30,351		160	6	166	16 600	31,706	31,028	
	750	75 000	100	1398	95	1493	149 300	100		512	10	522	52 200	100	100	

3. Arthropoden, außer Insekten

= a. Pseudoscorpionida und b. Araneae

Ihr Vorkommen im Sababurger Wald ist aus den Tabellen ersichtlich; sie sind räuberisch lebende Tiere, die ihre Beute auf dem Boden verfolgen, ohne aber irgendwelche direkte Bedeutung für diesen zu besitzen.

c. Acarina

Die Nomenklatur der vier Unterordnungen der Milben, die im Sababurger Wald zu finden waren, wurde in Anlehnung an Baker und Wharton (1952) gewählt. Wie es bei jeder Bodenfauna der Fall ist, konnte man auch bei den hier durchgeführten Untersuchungen feststellen, daß an allen Bodenstellen Milben den höchsten Anteil an der gesamten Fauna hatten. Unter den Milben wiederum waren die Oribatiden fast überall am stärksten vertreten, mit einigen Ausnahmen: Im Buchenmoder hatten im Juli die *Trombidiformes* einen hohen Prozentsatz (35,644 %) sowie die *Acaridiae* (23,954 %). Die *Mesostigmata* erreichten ihren höchsten Anteil im Juli an B. St. I mit 19,153 %.

d. Myriapoda

Myriapoda waren häufiger im Buchen- und Eichenmoder als an anderen Bodenstellen. Diplopoda waren lediglich auf Buchen- und Eichenmoder beschränkt, allerdings häufiger in letzterem. *Pauropoda* waren stärker vertreten im Buchenmoder, kamen aber in geringerer Anzahl auch an den anderen Bodenstellen vor. *Chilopoda* und *Symphyla* wurden in kleinerer Zahl an den meisten Entnahmestellen gefunden.

El-Kifl (1958) stellte in einem Bericht über die Rolle der Myriapoden bei der Bodenbildung fest, daß auf Kulturböden einige Myriapoden als günstige Faktoren zu betrachten, andere dagegen ernst zu nehmende Schädlinge seien. Er erwähnt außerdem, daß Romell (1935), Jacot (1940) und Salt (1922–et al. 1948) die Diplopoden als humusbildende Tiere nennen und daß ihre Rolle in Waldböden durch Blower (1955) diskutiert wird.

4. Insekten

a. Protura

Nach Kühnelt sind Proturen im Boden meistens nicht viel tiefer als bis 10 cm Tiefe zu finden. Sie sind wegen ihres hohen Feuchtigkeitsbedarfs an bestockte Waldböden gebunden. Flächen mit starkem Pilzwachstum lieben sie nicht und kommen daher dort vor, wo pflanzliches Material ohne die Hilfe von Pilzen oder Bakterien abgebaut wird. Ihre Ernährungsweise ist nicht genau bekannt, aber man nimmt, wie Kühnelt meint, an, daß sie Collembolen vertilgen.

b. Thysanura (Entognatha)

Aus den Tabellen geht hervor, daß *Thysanura* (Unterordnung *Entognatha*) während der ganzen Untersuchungsperiode von Dezember bis Juli (bzw. August) auf Buchenmoder beschränkt blieben, nur wenige Individuen wurden in der Streu der B. St. I (Gras unter Farnen) wie auch im Eichenmoder gefunden. Sie ernähren sich von toten oder verletzten Individuen ihrer eige-

nen Art wie auch von anderen toten Insekten und Anneliden (KÜHNELT). Nur *Campodea lankesteri* frißt lebende *Sciara*-Larven.

c. Collembola

Die Unterordnung *Symphypleona* kam im Sababurger Wald im Dezember (bzw. Februar) überhaupt nicht vor. Als sie später im April–Juli (bzw. August) auftrat, war sie sehr viel weniger zahlreich als die Unterordnung *Arthropleona*. Der Eichenmoder enthielt (als einzige Entnahmestelle) durch die ganze Untersuchungsperiode überhaupt keine *Symphypleona*. Die Tabellen 4–6 und die graphischen Darstellungen 1–6 zeigen jedoch in Übereinstimmung mit allen anderen bisherigen Waldbodenuntersuchungen deutlich, daß die Collembolen nach den Milben den von allen Arthropoden größten zahlenmäßigen Anteil an der gesamten Bodenfauna haben.

Nach KÜHNELT haben Collembolen ihre größte Dichte in den oberen 3 cm; von 3–10 cm nimmt die Populationsdichte beträchtlich ab, und unter 10 cm ist sie sehr gering. VOLZ (1934) fand, daß die Zahl der Collembolen auch von der Bodenart abhängt und die Populationsdichte an verschiedenen Stellen unterschiedlich ist je nach der Art der aufstockenden Pflanzen; die größte Menge war im Laubwald, eine wesentlich kleinere im Nadelwald und Wiesen, während gepflügte Flächen sehr viel weniger Collembolen enthielten als Wiesenflächen.

d. Thysanoptera

Nur 2 Arten dieser Ordnung wurden gefunden, und zwar in Buchenmoder, im Dezember.

e. Homoptera

Im Sababurger Wald waren *Homoptera* lediglich im Fichten-Wirtschaftswald während der ganzen Untersuchungszeit und an der Entnahmestelle „Gras unter Farnen" zu finden, in letzterer aber nur im Dezember.

Die Rolle die Aphididen als Bodenschädlinge im Walde wird von SCHWERDTFEGER (1957) kurz erwähnt, der einige Aphididen-Arten als Wurzelsauger an Fichte nennt. JACOT (1940) bemerkt, daß Aphididen in Waldböden in einer Tiefe von mindestens 2 Fuß vorkommen, und daß die durch Blattläuse verursachte Sämlingssterblichkeit bemerkenswert sei. Nach demselben Autor sind viele Blattlausarten von Ameisen abhängig, die ihre Eier zum Ort des späteren Fraßes tragen. Da Blattläuse allgemein verbreitet sind und die Ameisen veranlassen, den Boden zu durchwühlen, ist ihre Wirkung auf die Bodendurchlüftung ebenfalls von Bedeutung.

Was die Cocciden betrifft, bemerkt KÜHNELT, daß von allen Cocciden *Orthezia cataphracta* das charakteristischste Bodentier ist. Es bewegt sich frei in allen seinen Stadien und kann in Waldstreu wie auch in Wiesenböden gefunden werden; einige andere Cocciden, so wie *Porphyrophora polonica* werden auch im Boden an Pflanzenwurzeln gefunden. Tatsächlich gehören alle Cocciden-Arten, die im Sababurger Wald gefunden wurden, zu der Gattung *Orthezia*.

f. Coleoptera

Obwohl Käfer im Sababurger Wald nur einen sehr geringen Anteil an der Gesamtfauna des Bodens hatten, waren sie doch an allen Entnahmestellen

vorhanden. Dabei wurden nur Vertreter von drei Gruppen gefunden, nämlich *Carabidae* (Larven), die nur im Juli im Fichtenwirtschaftswald gefunden wurden, *Staphylinoidea* (Larven und Imagines), die von allen Käfern am häufigsten waren und an fast allen Entnahmestellen während des ganzen Untersuchungszeitraumes gefunden wurden, und endlich Elateriden (Larven), die weniger verbreitet und auch weniger zahlreich als die *Staphylinoidea* waren. Die Imagines der *Staphylinoidea* gehörten alle zu der Familie *Staphylinidae,* außer einem einzigen Fall, wo ein Ptiliiden-Imago in einer Probe aus dem Fichten-Wirtschaftswald gefunden wurde.

Nach JACOT (1940) wirken Käfer ganz allgemein dadurch auf den Boden ein, daß sie Löcher in ihn bohren, um Eier zu legen, sich zu verpuppen oder Überwinterungsplätze zu schaffen, und um sich von Pflanzenwurzeln zu ernähren. Bestimmte und charakteristische Böden wurden durch gewisse Käferarten bevorzugt. Den Staphyliniden kommt wahrscheinlich, wie STRICKLAND (1944) feststellte, die größte Bedeutung beim Verhindern eines unkontrollierbaren Anwachsens des Milben-Collembolen-Komplexes zu, da diese ihre Hauptnahrung darstellen. Die Literatur über Drahtwürmer ist sehr umfangreich, und ihre Rolle beim Verzehren von Wurzeln und Sämlingen von Waldbäumen wie auch von absterbendem Holz ist gut bekannt (SCHWERDTFEGER). Was die Carabiden betrifft, so sind sie meistens Bodeninsekten, die im Boden, unter Steinen, im Moos und in verrottetem Holz, unter Rinde etc. vorkommen IMMS (1948). Larven und Imagines der Carabiden sind im wesentlichen fleischfressend, obwohl einige von ihnen als Getreide- und Saat-Schädlinge gemeldet wurden.

g. Hymenoptera

Während der Untersuchungen im Sababurger Wald wurde nur eine Ameise, und zwar eine Arbeiterin, im April im Boden gefunden, ferner ein anderer, nicht determinierter Hautflügler im Juli im Fichten-Wirtschaftswald.

Viele Hymenopterenarten kommen im Waldboden als Eier, Larven oder Puppen vor. Von all diesen sind die Ameisen als Erdbeweger die bedeutendsten. Sie vertilgen andere bodenbewohnende Insekten und verändern so wahrscheinlich die Zusammensetzung der Fauna. Andere Hymenopteren spielen eine wichtige Rolle bei der Bodenbildung.

h. Diptera

Aus den Tabellen 4–6 geht hervor, daß Zweiflügler nach Milben und Springschwänzen den höchsten Anteil an der Bodenfauna hatten. Dipterenarten waren an allen Bodenentnahmestellen während des ganzen Untersuchungszeitraumes vorhanden. Man weiß, daß kein Quadratmeter Waldboden oder Waldstreu ohne Dipterenlarven ist, so daß ihr Einfluß auf die Bodenstruktur bemerkenswert ist. Obgleich die Mehrzahl der Dipterenlarven im Boden von verfaulender pflanzlicher Substanz lebt, wird doch nach SCHWERDTFEGER an jungen lebenden Bäumen durch bestimmte Bibioniden- und Tipuliden-Larven Schaden angerichtet. JACOT (1940) berichtet von vielen Fällen, wo viele andere Dipterenlarven auch Vertilger von weichhäutigen Tieren wie Regenwürmern, Milben und Insekten waren.

i. Aphaniptera

Im Juli wurde – mehr zufällig – ein Individuum in der Streu des Fichten-Wirtschaftswaldes (Bestandesrand) gefunden.

B. Einfluß der physikalischen Bodeneigenschaften auf die Wohndichte von Milben und Springschwänzen

Bei den vorliegenden Untersuchungen wurden Individuen der Ordnungen *Onychophora, Crustacea, Tardigrada* und *Gastropoda* nicht angetroffen, und zwar weder im sog. „Urwald" noch im Wirtschaftswald. Nematoden und Mikroorganismen wurden in den Kreis der Untersuchung nicht mit einbezogen, obwohl gelegentlich einige Nematodenarten durch die Tullgren-Methode aus dem Boden erhalten wurden.

Es kamen (Tabelle 4–6) im Sababurger Wald *Annelida* (sowohl *Lumbricidae* wie *Enchytraeidae*) *Pseudoscorpionida, Araneae, Myriapoda, Acarina, Protura, Thysanura* (Unterordnung *Entognatha*), *Collembola* (Unterordnung *Arthropleona* und *Symphypleona*), *Thysanoptera, Homoptera,* (*Coccidae* und *Aphididae*), *Coleoptera* (*Carabidae, Staphylinoidea* und *Elateridae*), flügellose *Hymenoptera, Diptera* und *Aphaniptera* vor. Die Populationsdichte und Verteilung sowie einige Bemerkungen über die Fraßgewohnheiten aller dieser Tiergruppen wurden oben mitgeteilt.

Von besonderem Interesse war die Frage, ob im Sababurger Wald bei unterschiedlicher Pflanzendecke und verschiedenen physikalischen Bedingungen der Böden die Bodentiere unterschiedliche Populationsdichte aufwiesen oder nicht. Daher wurden die Untersuchungen so eingeleitet, daß die 6 Entnahmestellen jeweils anderen Pflanzenwuchs aufwiesen und z. T. im Wirtschaftswald, zum anderen im sogenannten Urwald lagen. Zu dem gleichen Zweck wurden auch die physikalischen Bodeneigenschaften für alle Proben untersucht.

Schimitschek (1937) erwähnt, daß die Dichte bodenbewohnender Milben und Collembolen von mehreren Faktoren abhängt, nämlich von der geographischen Position, der Seehöhe, dem Groß- und Kleinklima, der Pflanzendecke, der Dauer der Bodenbedeckung und menschlichen Einflüsse auf diese, der physikalischen Bodenstruktur, dem Nahrungsvorrat, der Bodenbearbeitung und Düngung, ferner von der Schneebedeckung.

Die folgenden physikalischen Bodeneigenschaften, die als einzige in dieser Arbeit diskutiert werden sollen, wurden mit dem Hinweis, daß ihr Einfluß auf die Bodentierpopulation bekannt sei, von Schimitschek beschrieben: Luftkapazität, Wasserkapazität (beide zusammen bilden das Hohlraumvolumen des Bodens), Volumengewicht, Menge der organischen Substanz (die die Menge der verfügbaren Nahrung für die meisten Bodentiere darstellt) und zuletzt die Wasserstoffionenkonzentration. Schimitschek fand, daß unter gleicher oder selbst bei ungleicher Pflanzendecke die Dichte der Milben und Collembolen groß war in Böden, die genügend organische Substanz (über 40 %) und eine Luftkapazität über 20 % haben.

Im Sababurger Wald wurden die bodenphysikalischen Untersuchungen von Frau Dr. Gertrud Schimitschek durchgeführt; die Bodenentnahmestelle II hatte, wie Tabelle 7 zeigt, eine geringe Luftkapazität (11 %) und enthielt ebenfalls wenig organische Substanz (A_1 : 17,8 %; A_2 : 8,58 % Glühverlust). Daher war es ganz natürlich, daß die Entnahmestelle eine geringe Populationsdichte von Milben und Collembolen besaß (nur im August war die Zahl der Milben und Collembolen ziemlich hoch), so daß hier eine Übereinstimmung mit den Ergebnissen von Trägardh, Schimitschek, Jahn (1951) und anderen vorliegt. Andererseits wiesen Buchenmoder und Eichenmoder sehr viel organische Substanz (92,79 % bzw. 98,85 % Glühverlust) auf, und beide hatten

Physikalische Bodeneigenschaften

Tabelle 7 (Bearbeitet von Dr. Gertrud Schimitschek)

Bodenstelle Nr.	Vegetation	Ausgangsmaterial	Bodentyp	Profilbeschreibung	Horizont
I.	Gras unter Farne	Löß	Pseudogley (gleyartig. B.)	A_1: 0–4 cm stark durchwurzelter, grau-schw. Moder. A_2: 4–15 cm Allmählicher Übergang in gelblichen Lößlehm, in 30 cm: heller Lehm mit Fe-Ausschdg.	Oberboden A_1 A_2
II.	Eichen mit Buchen-Unterwuchs	Löß	Pseudogley (gleyartig. B.)	A_1: 0–3 cm Moder A_2: 3–11 cm humoser grau-schwarzer Lößlehm, nach unten heller gelblich werdend, in 30 cm hell und lehmig, in 70 cm ganz heller Lehm mit Fe-Ausschdg.	Oberboden A_1 A_2
III.	abgestorbene Buchen		reiner Buchen-Moder am Grund einer ausgehöhlten Buche		
IV.	abgestorbene Eichen		reiner Eichen-Moder im Innern einer ausgehöhlten Eiche		
V.	Fichtenbestand (Bestandesmitte)	Löß	Gleypodsol Molkenboden	A_0: 0–3 cm Grobmoder A_1: 3–6 cm von dunkel- in hellgrau übergehender Lößlehm, in 10 cm hellere Streifen mit Fe-Ausschdg., darunter etwas dunkler, dann immer heller mit Fe-Ausschdg.	Oberboden A_0 A_1
VI.	Fichtenbestand (Bestandesrand)	Löß	Gleypodsol Molkenboden	A_0: 0–3 cm rohhumusartiger Grobmoder A_1: 3–13 cm schwarzer humoser Lößlehm, nach unten heller werdend Bg.: ganz hell mit Fe-Ausschdg.	Oberboden A_0 A_1 Bg.

hohe Werte für Luftkapazität (22,9 % bzw. 19,3 %). Aber im Gegensatz hierzu war in beiden Fällen die Besiedelungsdichte der Milben und Collembolen gering. Es wird daher unrichtig sein, wenn man im Falle von Baummoder feststellen wollte, daß die Menge der vorhandenen organischen Substanz der für die Populationsdichte dieser Bodentiere bedeutsamste Faktor sei.

Entnahmestelle I (Gras unter Farnen) besaß eine hohe Wohndichte der Mikroarthropoden, trotz der Tatsache, daß ihre Luftkapazität nur 16,4 % betrug und der Glühverlust relativ gering war (25,1 %). Andere B. St. (z. B. V und VI im Wirtschaftswald) hatten eine hohe Dichte an Milben und Springschwänzen bei großen Mengen organischer Substanz (A_1: 67,9 % bzw. 78,6 % Glühverlust in der obersten Bodenschicht), aber jede hatte auch eine

Physikalische Bodeneigenschaften

(Bearbeitet von Dr. GERTRUD SCHIMITSCHEK) *Tabelle 7*

Tiefe der Probe-entn. in cm	Hohlraum-volumen Vol. %	Wasserkapa-zität Vol. %	Luftkapazität Vol. %	Vol.-Gewicht	Glühverlust Gew. %	PH	Grundwasser-stand im Februar 1958	Zahl der Tiere in einem Liter Boden		Zahl d. Milben u. Collem-bolen in 1 Liter Boden
0–12	68,8	52,4	16,4	0,573				Dez.:	1886	1870
								Apr.:	1618	1513
3					25,06	4,1	50	Juli:	876	831
6					9,89					
0–12	57,2	46,2	11,0	0,922				Dez.:	504	452
								Apr.:	516	494
3					17,77	4,1	unt. 75	Aug.:	1328	1271
6					8,58	4,1				
0–12	86,7	63,8	22,9	0,143	92,79	4,5	—	Dez.:	606	564
								Apr.:	474	434
								Juli:	847	802
0–12	79,5	60,2	19,3	0,234	98,85	3,1	—	Dez.:	685	628
								Apr.:	537	515
								Juli:	750	667
0–12	58,4	42,6	15,8	0,634			30	Febr.:	1515	1442
								Apr.:	2204	2188
3					67,99	3,7		Juli:	1493	1433
6					12,6	3,9				
0–12	67,8	51,7	16,5	0,625			20	Febr.:	906	898
								Apr.:	994	922
3					78,66	3,9		Juli:	522	506
6						4,1				
15					13,0	4,7				

ähnliche Luftkapazität wie B. St. I (15,8 % bzw. 16,5 %). Diese Tatsache konnte für den Sababurger Wald wahrscheinlich machen, daß eine hohe Wohndichte von Mikroarthropoden in solchen Böden festzustellen war, deren Luftkapazität über 15 % und deren Anteil an organischer Substanz ungefähr bei 25 % lag. SCHIMITSCHEK, der eine Wasserkapazität zwischen 27 und 60 Volumenprozent als nicht niedrig bezeichnete, fand keine Beziehung zwischen der Milben- und Collembolendichte und der Wasserkapazität in Volumenprozent. Auch im Sababurger Wald konnte eine solche Beziehung nicht gefunden werden, wie aus Tabelle 4 ersichtlich ist. Tabelle 7 zeigt auch, daß B. St. VI noch eine geringere Besiedlungsdichte von Mikroarthropoden hatte als B. St. V, obwohl beide mehr oder weniger gleiche Luftkapazität und

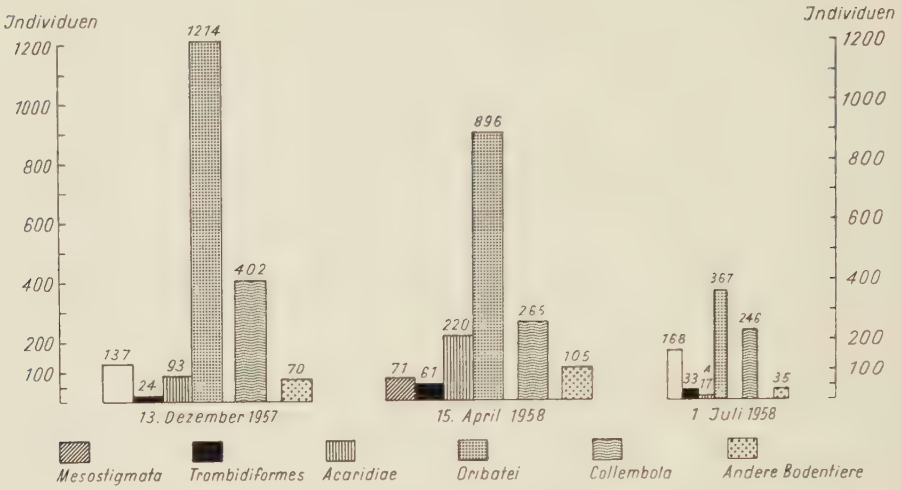


Abb. 1. Adlerfarnfläche

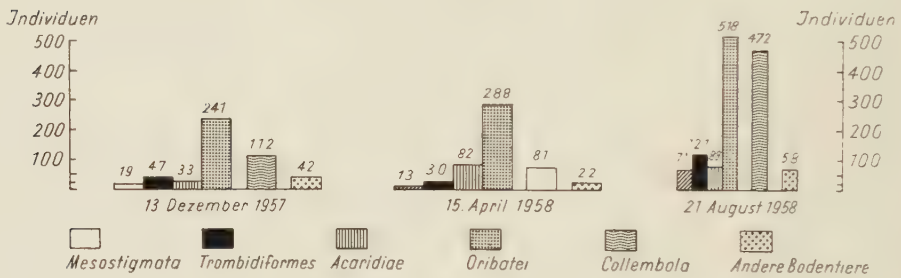


Abb. 2. Buchenunterwuchs unter Alteichen

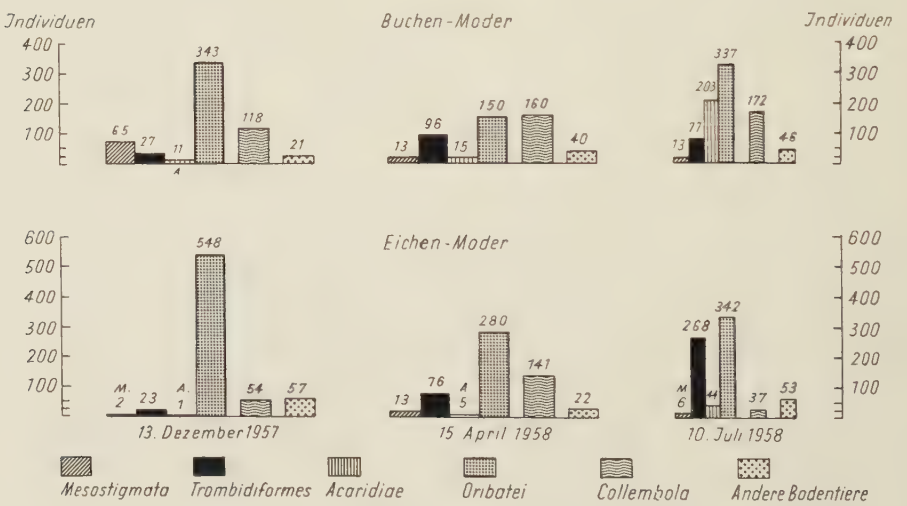


Abb. 3 und 4

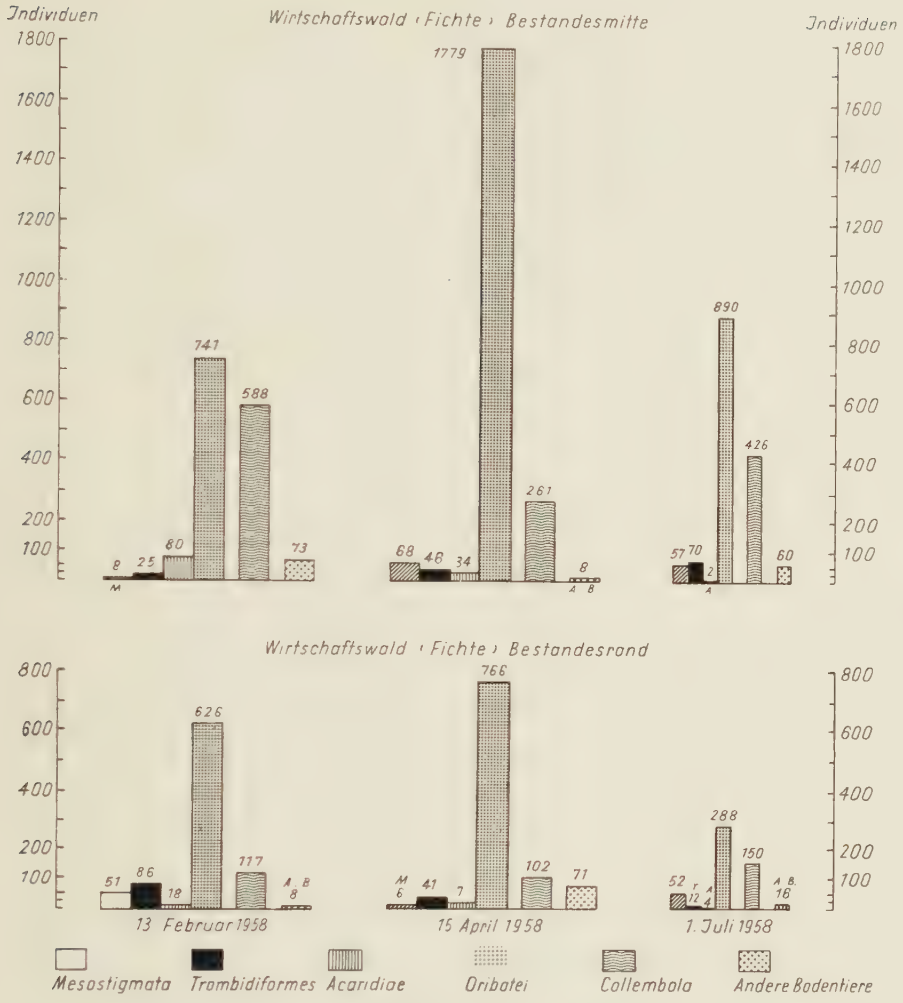


Abb. 5 und 6

ähnlich große Mengen organischer Substanz hatten. Das war vielleicht eine Folge des im Vergleich zu B. St. V höheren Grundwasserstandes und der höheren Wasserkapazität an der B. St. VI, die den Tieren wenig Lebensraum gewährte (zeitweise vernäßte Böden).

Was das Volumengewicht des Bodens betrifft, so ist es allgemein bekannt, daß, je geringer dieses ist, der Boden desto lockerer gelagert ist und ferner mit zunehmender Menge organischer Substanz das Volumengewicht abnimmt. Die Untersuchungen der physikalischen Bodeneigenschaften im Sababurger Wald bestätigten dies vollauf.

Zwischen dem PH-Wert des Bodens im Sababurger Wald und der Milben- und Collembolendichte konnte irgendein Zusammenhang nicht festgestellt werden. Die Zahl der untersuchten Bodenproben war ziemlich gering, so daß der Einfluß dieses Faktors nicht genügend isoliert werden konnte von

den Auswirkungen der anderen Faktoren. Auch SCHIMITSCHEK fand hier keine Zusammenhänge.

Dem Direktor des Forstzoologischen Instituts der Universität Göttingen, Herrn Professor Dipl.-Ing. Dr. E. SCHIMITSCHEK, bin ich zu tiefem Dank verbunden dafür, daß er dieses Problem vorschlug, seine Bearbeitung mit Rat und Tat unterstützte und mir alle Hilfsquellen seines Institutes zur Verfügung stellte. Mein Dank gebührt ferner Frau Dr. GERTRUD SCHIMITSCHEK, die so liebenswürdig war, alle physikalischen Bodenuntersuchungen durchzuführen, sowie Fräulein Dr. JAHN, die freundlicherweise den Sababurger Wald unter Anwendung pflanzensoziologischer und bodenkundlich-beschreibender Methode analysierte. Herrn Forstmeister VON SCHELLER möchte ich schließlich danken für seine Hilfe beim Übersetzen dieser Arbeit.

IV. Zusammenfassung und Schlußfolgerungen

Die Bodenfauna des Naturschutzgebietes bei der Sababurg im Reinhardswald und im anschließenden Wirtschaftswald wurde von Dezember 1957 bis August 1958 untersucht, dabei wurde die von SCHIMITSCHEK abgewandelte Tullgren-Methode angewendet.

Außer der Bodenfauna wurden auch die physikalischen Bodeneigenschaften als Umweltfaktoren der Bodentiere studiert.

Im Untersuchungsgebiet hatten Milben den größten Anteil an der gesamten Bodenfauna, es folgten die Collembolen und dann die Dipteren. Die Mehrzahl der Milben waren Oribatiden, ihr höchster Prozentsatz lag bei 83,613 % im April im Fichtenwirtschaftswald. *Trombidiformes* hatten ihre höchste Dichte von 35,644 % während des Juli im Eichenmoder. Ebenfalls im Juli wurden die höchsten Prozentsätze für *Acaridiae* (23,954 %) und *Mesostigmata* (19,152 %) in Buchenmoder bzw. Gras unter Farnen gefunden. Alle anderen Tiergruppen außer Milben, Collembolen und Dipteren treten zahlenmäßig zurück. Echte Regenwürmer (Lumbriciden) waren nur im Buchenmoder vorhanden, während Enchytraeiden in allen anderen untersuchten Böden zu finden waren. Myriapoden waren überall in kleiner Zahl vorhanden, hatten aber im Buchen- und Eichenmoder einen verhältnismäßig größeren Anteil.

Die Dichte von Milben und Collembolen war sowohl im bewirtschafteten wie im unbewirtschafteten Teil des Sababurger Waldes abhängig von den physikalischen Bodeneigenschaften, in erster Linie von der Luftkapazität und der Menge der organischen Substanz. Einflüsse der Wasserstoffionenkonzentration im Boden und menschliche Einwirkungen auf die Milben- und Collembolen-Population konnten hier nicht festgestellt werden; eine hohe Besiedlungsdichte von Mikroarthropoden wurde in solchen Böden gefunden, deren Luftkapazität über 15 % lag und deren organische Substanz über 25 % betrug.

Summary

The soil fauna of the Sababurg Nature Reserve in Reinhardswald and the adjoining commercial woodlands was studied from December 1957 to August

1958 using the Tullgren method as modified by Schimitschek. The physical characteristics of the soil were also studied.

Mites formed the greater part of the fauna, followed by Collembola and then Diptera. The majority of the mites were Oribatids and their highest percentage was 83.613 % in April in a commercial spruce wood. Trombidiforms reached their greatest density (35.644 %) during July in oak leaf mould. The highest percentage of Acaridiae (23.954 %) and Mesostigmata (19.152 %) also occurred in July, in beech leaf mould and grass under ferns respectively. All other groups of animals except mites, Collembola and Diptera decreased in numbers. True earthworms (Lumbricidae) occurred only in beech leaf mould, whilst Enchytraeids could be found in all the other soils studied. Myriapods were present throughout in small numbers but formed a relatively larger part of the fauna of beech and oak leaf moulds.

The density of mites and Collembola was dependent on the physical characteristics of the soil in both the developed and the undeveloped parts of the Sababurg Forest, particularly on the air capacity and the amount of organic matter. The effect of soil pH and human activities on the mite and Collembolan populations could not be established here; there was a high population density of micro-arthropods in soils with an air capacity of more than 15 % and an organic matter content greater than 25 %.

Literatur

1. Baker, E. W. und Wharton, G. W. (1952): An introduction to Acarology. Mcmillan Company, New York.
2. Bock, W. (1914): Das Naturschutzgebiet bei Sababurg im Reinhardswald. Naturdenkmäler, 7: 291–339.
3. Bornebusch, C. H. (1930/31): The fauna of forest soil. Dänische Versuchsanstalt, 11: 1–256.
4. — (1932): Das Tierleben der Waldböden. Forstwissenschaftl. Centralblatt. PP: 253–266.
5. Darwin, Ch. (1881): The formation of vegetable mould through the action of worms.
6. El-Kifl, A. H. (1957): Comparison between a wet and a dry method for extraction of soil Arthropod fauna. Bull. Soc. Entom. Egypte, XLI: 525–526.
7. — (1957): The soil Arthropod fauna in a farm at Giza, Egypt. I. Preliminary experiment; II. Fluctuations of faunal means throughout a year; III. Magnitude and distribution of Coleoptera. Ibid.: 231—268.
8. — (1958): Soil Arthropod fauna of an onion field, with an evaluation to extraction methods used. Ibid.: XLII: 399–409.
9. — (1958): Notes on the Magnitude and vertical distribution of Myriapoda in cultivated soil. Ibid.: 263–269.
10. Imms, A. D. (1948): A general textbook of Entomology. Methuen & Co. Ltd. London.
11. Jacot, A. P. (1940): The fauna of the soil. Quart. Rev. Biol., XV: 28–58.
12. Jahn, E. (1951): Bodentieruntersuchungen in den Flugsandgebieten des Marchfeldes. Z. angew. Ent., XXXII: 208–274.
13. Jegen, G. (1920): Zur Biologie und Anatomie einiger Enchytraeiden. Vierteljahresschr. Naturforsch. Ges. Zürich, 65: 100–208.
14. Kates, K. C. und Runkel, C. E. (1948): Observations on Oribatid mite vector on Moniezia expansa on pastures, with a report of several new vectors from the United States. Proc. Melminth. Soc. Wash. 15 (I): 18–33.
15. Keith, D. und Mc E. Kevan (1955): Soil Zoology. Butterworths Sci. Publishers. London.
16. Kühnelt, W. (1950): Bodenbiologie. Verlag Herold, Wien.
17. McColloch, J. W. (1926): The role of insects in soil deterioration. Journ. Amer. Soc. Agr., XVIII: 143–150.
18. Ramann, E. (1911): Regenwürmer und Kleintiere im deutschen Waldboden. Internat. Mitt. Bodenkunde, I: 138–164.

19. Schimitschek, E. (1937): Einfluß der Umwelt auf die Wohndichte der Milben und Collembolen. Z. angew. Ent., XXIV: 216–247.
20. — (1953): Forstentomologische Studien im Urwald Rotwald. Ibid., XXXIV: 178–215.
21. Schwerdtfeger, F. (1957): Die Waldkrankheiten. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.
22. Strickland, A. L. (1944): The Arthropod fauna of some tropical soils with notes on technique to entomological soil surveys. Trop. Agric Trin. PP: 107–114.
23. Trägardh, I. (1928): Studies in the fauna of the soil in Swedish forests. Transactions of the VI. Intern. Congress of Entomology: 781–792.
24. — (1928): Studies on the fauna of the soil in Swedish forests. Skogskögskolans festkrift. Stockholm.
25. Ulrich, Th. (1933): Die Makrofauna der Waldstreu. Quantitative Untersuchungen in Beständen mit guter und schlechter Zersetzung des Bestandesabfalles. Verlag M. u. H. Schaper, Hannover.
25. Volz, P. (1934/35): Untersuchungen über die Mikroschichtung der Fauna von Waldböden. Zool. Jahrb. Abt. f. System., Ökologie u. Geographie d. Tiere, LXVI: 153 bis 210.

KLEINE MITTEILUNGEN

Arbeitstagung der Deutschen Entomologischen Gesellschaft und der Deutschen Gesellschaft für angewandte Entomologie

Die Deutsche Entomologische Gesellschaft und die Deutsche Gesellschaft für angewandte Entomologie werden eine gemeinsame Vortragstagung vom 27. bis 29. September 1961 mit Besichtigungen am 26. und 30. September in Berlin veranstalten. Neben Vorträgen sollen zwei Symposien über „Verhalten und Sinnesphysiologie von Insekten bei der Nahrungsauffindung" und über „Insektenpathologie" stattfinden. Die beiden Gesellschaften laden hierzu Mitglieder und Gäste ein.

Anmeldungen für Vorträge bis zu 15 Minuten Dauer werden mit kurzer Inhaltskennzeichnung bis zum 1. Juni 1961 an folgende Anschriften erbeten:

Deutsche Entomologische Gesellschaft, Berlin N. 4, Invalidenstraße 42;
Deutsche Gesellschaft für angewandte Entomologie,
z. Hd. von Herrn Dr. B. Götz, Freiburg i. Br., Stefan-Meier-Straße 21.

Die Mitglieder der Gesellschaften erhalten das endgültige Programm mit Anmeldeunterlagen voraussichtlich bis Ende Juni. Gäste werden gebeten, es rechtzeitig anzufordern.

Weitgehend neugestaltet

erschien soeben das erste Heft des 26. Bandes der

Zeitschrift für Säugetierkunde

Organ der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde

Herausgegeben von P. J. H. van Bree, Amsterdam; H. Dathe, Berlin; W. Herre, Kiel; K. Herter, Berlin; J. Kälin, Freiburg/Schweiz; B. Lanza, Florenz; H. Nachtsheim, Berlin; T. C. S. Morrison Scott, London; D. Starck, Frankfurt-M.; E. Thenius, Wien; W. Verheyen, Tervuren; K. Zimmermann, Berlin

Schriftleitung: E. Mohr, Hamburg, und M. Röhrs, Hamburg

Die Zeitschrift erscheint vierteljährlich / Vier Hefte von je 4 Druckbogen à 16 Seiten bilden einen Band / Abonnementspreis je Band 34,– DM, zuzügl. amtl. Postgeb. / Einzelhefte außerhalb des Abonnements 25 % teurer, also 10,80 DM / Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes

Ein ausführlicher Spezialprospekt im Format der Zeitschrift wird vorbereitet

Aus dem Inhalt des 1. Heftes des 26. Bandes:

I. **Originalbeiträge:** Beiträge zur Biologie der Stachelmaus, Acomys cahirinus dimidiatus Cretzschmar. Von F. Dieterlen. Beziehungen zwischen Bestandsdichte und Vermehrung bei der Waldspitzmaus, Sorex araneus, und weiteren Rotzahnspitzmäusen. Von G. H. W. Stein. Vitiligo bei Rindern in Asien und Europa. Von W. C. Ph. Meijer. Eléments d'une révision des Lievres européens et asiatiques du sous-genre Lepus. Von F. Petter. Die Entwicklung der Kleinsäugerfauna Europas im Pleistozän (Insectivora, Rodentia, Lagomorpha). Von D. Jánossy. Der Zahnschluß im Gebiß der Wildraubtiere und der Haushunde. Von E. Mohr

II. **Kleine Mitteilungen:** Willkürliche Betätigung der Rückendrüse beim Halsband-Pekari. Von E. Mohr. Starkes Anwachsen der Luchsbestände in der Slowakei. Von P. Hell. Zur Variabilität der Färbung des Eichhörnchens in Bulgarien. Von G. Markov

III. **Schriftenschau** — IV. **Bekanntmachungen**

Wertvolle Zahlen und Tabellen für die Forst- und Holzwirtschaft

enthält das soeben erschienene Nachschlagewerk:

Statistisches Jahrbuch 1960
über Ernährung, Landwirtschaft und Forsten der Bundesrepublik Deutschland

Herausgegeben vom Bundesministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten

1961 / 314 Seiten mit 436 Tabellen / In Ganzleinen 38,– DM

Das neue Jahrbuch, eine willkommene Fortführung seiner vier Vorläufer, enthält neben allen wichtigen Daten über die Landwirtschaft, die Ernährungswirtschaft, die Volkswirtschaft sowie den Groß- und Außenhandel der Bundesrepublik *speziell für die Forst- und Holzwirtschaft* die folgenden aufschlußreichen Zahlen und Tabellen:

Forstwirtschaft: Betriebe mit Waldflächen nach der Größe der gesamten Betriebsfläche - Betriebe mit Waldflächen nach der Größe der Waldflächen - Holzbodenfläche nach Besitzarten - Verteilung der Hochwaldflächen einschl. Plenterwald nach Altersklassen - Holzbodenfläche nach Holz-, Betriebs- und Besitzarten - Hiebsatz, Einschlagprogramm und Isteinschlag der Forsten - Holzeinschlag - Aufforstung von Kahlflächen und Ödland - Im Forstdienst beschäftigte Beamte, Angestellte und Beamtenanwärter - Waldbrände - Durchschnittserlöse für Rundholz in den Staatsforsten - Index der Erzeugungspreise für Rohholz - Preise einiger Holzsorten

Holzwirtschaft: Strukturdaten der holzbearbeitenden Betriebe - Umsatz der holzbearbeitenden Industrie - Zahl der holzbearbeitenden Betriebe - Beschäftigte in den holzbearbeitenden Betrieben - Erzeugung von Schnittholz - Erzeugung von Furnieren - Erzeugung von Sperrholz, Holzfaserplatten und Spanplatten - Rundholzverbrauch der Sägewerke - Rundholzverbrauch der Furnierwerke - Rundholzverbrauch der Sperrholzwerke - Holzverbrauch der Holzfaserplattenwerke - Holzverbrauch der Spanplattenwerke - Holzeinfuhr - Versorgungsbilanz einiger Holzerzeugnisse - Holzausfuhr

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

FORSTWISSENSCHAFTLICHE FORSCHUNGEN

Als 13. Heft dieser Reihe erschien soeben:

150 Jahre Waldbau im Staatswaldgebiet zwischen Osser und Dreisessel

Von Dr. RICHARD PLOCHMANN

1961 / 130 Seiten mit 56 Abbildungen und 25 Tabellen / Kartoniert 25,– DM
Für Abonnenten des Forstw. Cbl. 20,– DM

Diese Arbeit versucht zu klären, welche Ziele man im Laufe von 150 Jahren Waldwirtschaft zwischen Osser und Dreisessel im sogenannten „hinteren Bayerischen Walde" verfolgte und zu welchen Ergebnissen man dabei gelangte. Im ersten Kapitel wird der vom Menschen noch kaum veränderte natürliche Zustand des Waldes zu Beginn der Untersuchungsperiode untersucht und mit den an ihrem Ende bestehenden Verhältnissen verglichen. Drei große Abschnitte verschiedenartiger Waldbehandlung heben sich deutlich ab: die rohe Plenterung, der Schirmschlag und der Femelschlag. Im zweiten Kapitel werden die Absichten und Ideen, die den Verfahren zugrunde lagen, die Art ihrer Anwendung und die Bestände, die sich dabei entwickeln konnten, dargestellt. Der Nachweis über die unterschiedliche Wirkung auf Ankommen, Vitalität und Kampfkraft der einzelnen Baumarten ermöglicht es, die Ursachen für den Wandel des Waldes zu klären. *Gerade diese Erkenntnisse sind besonders beispielhaft, denn sie erlauben es, die Notwendigkeiten und Möglichkeiten der Waldbehandlung auch anderswo aufzuzeigen.*

In ihrer engen Verbindung von intensiver Bestandsanalyse und praktischer Auswertung gibt die Arbeit reiche und vielfältige Aufschlüsse, deren Bedeutung über die Grenzen des Untersuchungsgebietes weit hinausreicht. Sie wendet sich nicht nur an den engeren Kreis der Wissenschaftler, sondern auch an die Leiter der staatlichen und privaten Forstverwaltungen und Forstdirektionen, an die forstlichen Berater bäuerlichen Waldbesitzes und an alle waldbaulich arbeitenden Forstfachleute.

Bereits früher sind erschienen:

Heft 1. J. N. KÖSTLER: *Ansprache und Pflege von Dickungen* · Vergriffen / Neuauflage in Vorbereitung

Heft 2. P. MÖRMANN: *Die europäische Lärche in Baden* Herkunft, Entwicklung und Anbauaussichten · 1953 71 Seiten mit 19 Abb. / Kart. 8,50 DM / Für Bezieher des Forstw. Centralbl. 6,80 DM

Heft 3. J. ATTENBERGER: *Mischwald im Vorland der Alpen* · Beitrag zu Fragen des Bestockungsaufbaues und der Wuchsdynamik in Mischbeständen mit Buche, Tanne, Fichte im Bayerischen Wald · 1954 / 71 S. mit 32 Abb. / Kart. 16,- DM / Für Bez. des Forstw. Centralbl. 12,80 DM

Heft 4. MAYER/PLOCHMANN: *Natürliches Vorkommen und künstlicher Anbau der Lärche in zwei bemerkenswerten Waldgebieten Südbayerns* · Berchtesgadener Land und Frankenjura · 1954 / 68 Seiten mit 34 Abb. / Kart. 16,- DM / Für Bez. d. F. C. 12,80 DM

Heft 5. W. KROTH: *Die betriebswirtschaftliche Auswirkung des Erbganges auf private Forstbetriebe* 1955 / 98 Seiten mit 5 Abb. / Kart. 7,25 DM / Für Bez. des Forstw. Centralbl. 5,80 DM

Heft 6. R. PLOCHMANN: *Bestockungsaufbau und Baumartenwandel nordischer Urwälder* · Dargestellt an Beispielen aus Nordwestalberta (Kanada) · 1956 96 Seiten mit 45 Abb. / Kart. 12,50 DM / Für Bez. des Forstw. Centralbl. 10,- DM

Heft 7. H. G. SOMMER: *Waldbau durch Zaunschutz* Fragen der biologischen Wirkungen, der technischen Durchführung und der Wirtschaftlichkeit · 1956 / 64 Seiten mit 37 Abb. / Kart. 5,75 DM / Für Bez. des Forstw. Centralbl. 4,60 DM

Heft 8. A. CROCOLL: *Der Massenertrag von Pappelbeständen in der nordbadischen Rheinebene* · 1957 36 Seiten mit 3 Abb. und 12 Tab. / Kart. 5,- DM Für Bez. des Forstw. Centralbl. 4,- DM

Heft 9. K. KRISO: *Entstehung, Aufbau und Leistung von Eichen-Hainbuchen-Beständen in Süddeutschland* 1958 / 80 Seiten mit 4 Farbtaf., 25 Abb. und 8 Tab. Kart. 15,80 DM / Für Bez. des Forstw. Cbl. 12,60 DM

Heft 10. H. KELLER: *Beiträge zur Erfassung der durch schweflige Säure hervorgerufenen Rauchschäden an Nadelhölzern* · 1958 / 64 Seiten mit 49 Abb. und 4 Tab. / Kart. 12,- DM / Für Bez. des Forstw. Centralbl. 9,60 DM

Heft 11. G. REISSINGER: *Die Konstruktionsgrundlagen der Axt* · Untersuchungen an neuen und alten Arbeitsäxten · 1958 / 66 Seiten mit 67 Abb. / Kart. 12,50 DM / Für Bez. des Forstw. Centralbl. 10,- DM

Heft 12. R. DIMPFLMEIER: *Die Bastardierung in der Gattung Larix* · 1959 / 75 Seiten mit 16 Abbildungen Kart. 16,50 DM / Für Bez. des Forstwiss. Centralbl. 13,20 DM

VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN